Ю.І. ПОСУДІН

БІОФІЗИКА

Київ
2016

Посудін Ю.І.
Біофізика: Підручник.– Київ, 2016.

Підручник присвячений сучасному стану практичної біофізики. Розглянуто основні положення, теорії та закони фізики, які дають можливість зрозуміти загальні закономірності явищ природи; висвітлено основні фізичні характеристики та особливості живих організмів; приділено увагу фізичним процесам, які становлять основу життєдіяльності людини, тварин, рослин та мікроорганізмів; наведено відомості про вплив фізичних факторів на живі організми та їх здатності сприймати ці фактори і, таким чином, взаємодіяти з навколишнім середовищем; надається розгляд сучасних фізичних методів та принципів дії приладів, що можуть зустрітися у практичній діяльності майбутнього спеціаліста під час дослідження живих організмів та систем.

Для студентів вищих навчальних закладів III-IV рівнів акредитації.

Рецензенти:

Рохманов М.Я.
доктор фіз.-мат. наук,
академік Академії зв'язку України
професор Харківського національного
аграрного університету

Федишин Я.І.
доктор філософії
професор Львівського національного
університету ветеринарної медицини
та біотехнології ім. С.З. Гжицького)

Якименко І.Л.
доктор біологічних наук
професор Університету харчових
технологій

1.ВСТУП

1.1. Предмет біофізики. Основні завдання курсу

Біофізика – це наука, яка вивчає фізичні явища і процеси в біологічних системах та досліджує фундаментальні процеси, що складають основу живої природи.

У біофізиці використовують фізичні принципи, методи та інструменти для вивчення живих систем на різних рівнях їх організації – від атомів та молекул до клітин, організмів та екосистем.

Основною метою дисципліни „Біофізика" є ознайомлення студентів з принципами та законами фізики, які дають можливість зрозуміти загальні закономірності явищ природи; висвітлення основних фізичних характеристик та особливостей живих організмів; опис фізичних процесів, які становлять основу життєдіяльності людини, тварин, рослин та мікроорганізмів; вивчення впливу фізичних факторів на живі організми та їх здатності сприймати ці фактори і, таким чином, взаємодіяти з навколишнім середовищем; розгляд сучасних фізичних методів та принципів дії приладів, що можуть зустрітися у практичній діяльності майбутнього спеціаліста. Особлива увага звертається на сучасні досягнення фізичної науки і технології та їх практичне використання для дослідження живих організмів та систем.

1.2. Структура курсу

Біофізика використовує принципи і закони фізики; фізика таким чином є основою біофізики.

Фізика – це наука, яка вивчає найпростіші, але разом з тим найбільш загальні закономірності явищ природи, властивості і будову матерії та закони її руху. Залежно від процесів, що вивчаються, фізика ділиться на такі розділи: механіка, гідродинаміка, акустика, молекулярна фізика, термодинаміка, електрика, магнетизм, оптика, атомна і ядерна фізика.

Структура запропонованого підручника передбачає такі основні сегменти: 1) ознайомлення студента з основними законами фізики, які лежать в основі явищ і процесів, які характеризують функціонування живого організму; 2) висвітлення фізичних властивостей і характеристик живих організмів і явищ, що відбуваються в них; 3) вивчення механізмів і наслідків впливу різноманітних зовнішніх фізичних факторів (механічних факторів,

звуку, ультразвуку, інфразвуку, температури, електричних та магнітних полів, оптичного випромінювання) на організм і його здатності здійснювати механо-, акусто-, термо-, електро-, магніто- та фоторецепцію, що дає можливість організму взаємодіяти з навколишнім середовищем; 4) пояснення принципів дії приладів, що застосуються в біофізичній практиці.

Підручник містить приклади розв'язку практичних біофізичних проблем, контрольні завдання для перевірки засвоєння матеріалу студентами та контрольні запитання, відповіді на які студенти зможуть дати у разі ознайомлення із відповідними розділами підручника. Інформативний матеріал представлений и додатку.

Внаслідок вивчення дисципліни „Біофізика" студенти повинні

знати:

- основні явища і закони фізики і біофізики, принципи та механізми, що лежать в основі життєдіяльності живих організмів;
- наслідки впливу зовнішніх фізичних факторів на рослини, тварин та мікроорганізми;
- здатність живих організмів реагувати на зовнішні фізичні фактори та здійснювати рецепцію цих факторі;
- бути ознайомленими з сучасними поглядами, теоріями і концепціями практичної біофізики.

вміти:

- користуватися фізичними положеннями, законами і теорією при вивченні спеціальних дисциплін;
- пояснювати фізичні принципи і механізми функціонування живого організму;
- використовувати знання та вміння, отримані в процесі вивчення курсу біофізики, у практичній діяльності майбутнього фахівця.

1.3. Міждисциплінарні зв'язки

Курс "Біофізика" пов'язаний з тими дисциплінами, які передують цей курс, а саме неорганічною хімією (атомно-молекулярна маса, електронна структура атомів, води і розчинів), математикою (скалярний і векторний аналіз, диференціальні рівняння), інформатикою та комп'ютерною інженерією (пошук інформації в Інтернеті).

Дисципліни, які використовують матеріали з цього курсу, є фізіологія тварин (або рослин) (механізми рецепції, адаптація живих організмів до екстремальних фізичних факторів, сенсорні системи живих організмів), фізична та колоїдна хімія (поверхневі явища, дисперсні системи, термодинамічні потенціали, хімічний потенціал, рівняння Нернста).

Передбачається, що питання біологічної реакції живих організмів на іонізуюче випромінювання та дозиметрії студенти вивчатимуть в окремих курсах радіобіології та радіоекології.

1.4. Фізичні величини

Характеристики процесів або властивостей тіл і полів, які можуть бути визначені кількісно за допомогою тих чи інших вимірювань, називаються *фізичними величинами.*

Кожна фізична величина характеризується *числовим значенням* і *одиницею вимірювання.* Наприклад, сила F = 5 Н має числове значення (5) і одиницю вимірювання (Н).

Одиниці можуть бути *основними* (*м, с, кг, К, А, кд, моль*) і *похідними* (*м/с, кг·м/с*^{2}*, кг·м*^{2}).

1.5. Стандарти довжини, маси та часу

Будь-які фізичні величини можуть бути представлені за допомогою фундаментальних величин, які, в свою чергу, визначаються як результати вимірювань або порівняння з установленими стандартами. У 1960 році було прийнято *Міжнародну систему одиниць* (СІ), яка містить сім основних одиниць: метр, кілограм, секунда, ампер, кельвін, кандела, моль. У механіці такими фундаментальними величинами є довжина (L), час (T) та маса (M). У системі СІ одиниці цих величин визначаються так:

1 метр дорівнює довжині шляху, який проходить у вакуумі світло за 1/299 792 458 частину секунди.

Одиниця довжини *метр* – довжина, що дорівнює 1650763,73 довжини хвилі випромінювання у вакуумі, що відповідає переходу між рівнями $2p_{10}$ та $5d_5$ атома криптона-86.

Числові значення довжини деяких об´єктів наведено в таблиці 1.1.

Одиниця часу *секунда* – час, який дорівнює 9 192 631 770 періодам випромінювання, що відповідає енергетичному переходу між двома рівнями надтонкої структури основного стану атома цезію $^{133}_{55}Cs$.

Числові значення деяких часових інтервалів наведено в таблиці 1.2.

Маса тіла – фізична величина, яка є однією з основних характеристик матерії, що визначає її інерційні та гравітаційні властивості.

Одиниця маси *кілограм* – дорівнює масі платиново-іридієвого сплаву у вигляді циліндра діаметром та висотою 3,9 см, який зберігається у Севрі (Франція).

Типові значення маси різних об´єктів наведено в таблиці 1.1.

1.1. **Приблизні значення довжини деяких об´єктів**

Довжина об´єкта	Числове значення, м
Радіус видимого Всесвіту	$1 \cdot 10^{26}$
Радіус сонячної системи	$1 \cdot 10^{13}$
Відстань між Землею та Сонцем	$1 \cdot 10^{11}$
Середній радіус орбіти Землі	$1{,}5 \cdot 10^{11}$
Середній радіус земної кулі	$6{,}4 \cdot 10^{6}$
Висота секвої *Sequoiadendron giganteum*	76–84 (рекордна висота – 95 м)
Частинки грунту: - глина - мул - дрібний пісок - пісок - гравій	 до $2 \cdot 10^{-6}$ $2 \cdot 10^{-6}$–$2 \cdot 10^{-5}$ $2 \cdot 10^{-5}$–$2 \cdot 10^{-4}$ $2 \cdot 10^{-4}$ –$2 \cdot 10^{-3}$ більше за $2 \cdot 10^{-3}$
Частинка пилу	$1 \cdot 10^{-4}$
Біологічна клітина	$1 \cdot 10^{-5}$
Радіус вірусу грипу	$1 \cdot 10^{-7}$
Діаметр атома водню	$1 \cdot 10^{-10}$
Діаметр атомного ядра	$1 \cdot 10^{-14}$

1.2 **Приблизні значення часових інтервалів**

Часовий інтервал	Значення, с
Вік Всесвіту	$5 \cdot 10^{17}$
Вік Землі	$1{,}3 \cdot 10^{17}$
Тривалість людського життя	$6{,}3 \cdot 10^{8}$
Один рік	$3{,}2 \cdot 10^{7}$
Один день	$8{,}6 \cdot 10^{4}$
Період світлової хвилі	$2 \cdot 10^{-15}$

1.3. **Типові значення маси різних об´єктів**

Об´єкт	Маса, кг	Об´єкт	Маса, кг
Галактика "Чумацький шлях"	$7\cdot10^{41}$	Індичка	4,5–7,5
		Гуска	4,5–5,0
Сонце	$2\cdot10^{30}$	Качка	2,7–2,9
Земна куля	$6\cdot10^{24}$	Курка	1,4–2,2
Місяць	$7\cdot10^{22}$	Людина	70
Блакитний кит	10^{5}–$2\cdot10^{5}$	Колібрі	$2\cdot10^{-3}$
Слон	5000–7000	Краплина дощу	10^{-4}
Гіпопотам	3000	Комар	10^{-5}
Бізон	1500	Бактерія	10^{-15}
Морж	900	Вірус грипу	10^{-18}
Кінь	400–700	Молекула гемоглобіну	10^{-22}
Свиня	200–350	Атом водню	$1{,}67\cdot10^{-27}$
Баран	100–130	Електрон	$9{,}11\cdot10^{-31}$

1.6. Скаляри і вектори

Всі фізичні величини підрозділяються на скаляри і вектори.

Скаляр – це величина, яка повністю визначається числовим значенням. Наприклад, робота A, температура T, маса m, час t є скаляри.

Вектор – це величина, яка визначається числовим значенням і напрямком. Наприклад, сила $\vec{F}$, швидкість $\vec{\upsilon}$, прискорення $\vec{a}$ є вектори.

1.6.1. Дії над векторами

Додавання векторів

Правило паралелограма – для додавання векторів $\vec{A}$ і $\vec{B}$ треба шляхом паралельного переносу поєднати їх початки і побудувати на векторах паралелограм; вектор $\vec{C}$, який є діагоналлю цього паралелограма, являє собою шукану суму $\vec{C} = \vec{A} + \vec{B}$ (рис. 1.1).

Правило трикутника – треба сполучити кінець першого вектора з початком другого; вектор $\vec{C}$, який з'єднує початок першого вектора з кінцем другого, являє собою шукану суму $\vec{C} = \vec{A} + \vec{B}$ (рис. 1.2).

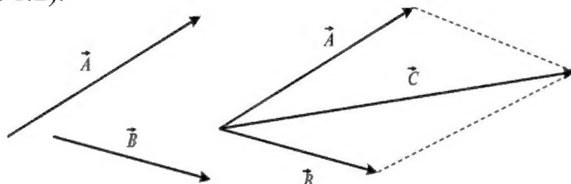


Рис. 1.1. **Додавання векторів за правилом паралелограма**

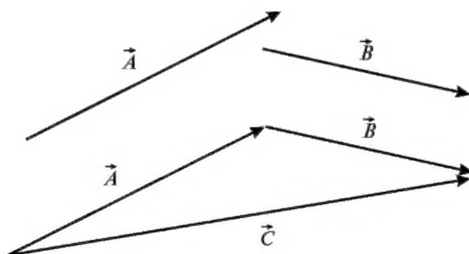


Рис. 1.2. **Додавання векторів за правилом трикутника**

Віднімання векторів: відняти вектор $\vec{B}$ із вектора $\vec{A}$ означає додати до вектора $\vec{A}$ вектор $-\vec{B}$, який протилежний вектору $\vec{B}$ (рис.1.3):

$$\vec{A}-\vec{B}=\vec{A}+(-\vec{B})=\vec{C}. \qquad (1.1)$$

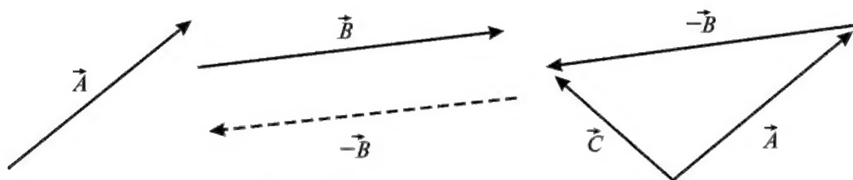


Рис. 1.3. **Віднімання векторів**

Множення і ділення векторів на скаляр: внаслідок множення вектора $\vec{A}$ на скаляр n отримується вектор, що збігається за напрямком з вектором $\vec{A}$ і дорівнює за модулем nA (рис. 1.4); у результаті ділення отримуємо вектор, що збігається за напрямком з вектором $\vec{A}$, модуль якого дорівнює A/n (рис. 1.5).



Рис. 1.4. **Множення векторів на скаляр**

Проеціювання векторів: проекціями вектора $\vec{A}$ на вісь OX та на вісь OY називаються відрізки A_x та A_y відповідно між проекціями

на ці осі початку і кінця вектора (рис. 1.6). Ці проекції називаються *компонентами* вектора, причому:

$$A_x = A\cos\theta;\ A_y = A\sin\theta;\ A = \sqrt{A_x^2 + A_y^2}\,. \qquad (1.2)$$

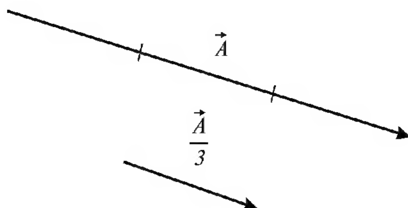


Рис. 1.5. **Ділення векторів на скаляр**

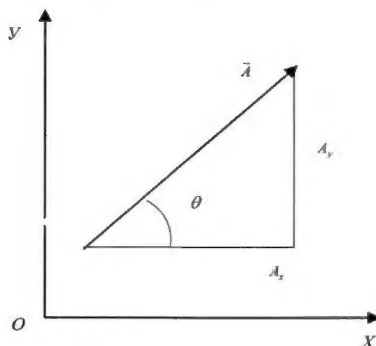


Рис. 1.6. **Проеціювання векторів**

1.6.2. Скалярний та векторний добутки

Скалярним добутком $\vec{A}\cdot\vec{B}$ двох векторів $\vec{A}$ і $\vec{B}$ є скаляр:

$$\vec{A}\cdot\vec{B} = |\vec{A}|\cdot|\vec{B}|\cos\alpha, \qquad (1.3)$$

де α – кут між векторами $\vec{A}$ і $\vec{B}$.

Векторний добуток $\vec{A}\times\vec{B}$ двох векторів $\vec{A}$ і $\vec{B}$ – це вектор, модуль якого дорівнює:

$$|\vec{A}\times\vec{B}| = |\vec{A}||\vec{B}|\sin\alpha. \qquad (1.4)$$

Його напрямок перпендикулярний до обох векторів $\vec{A}$ і $\vec{B}$ і збігається з напрямком поступального руху правого гвинта у разі його обертання від $\vec{A}$ до $\vec{B}$ на кут менший π (рис. 1.7).

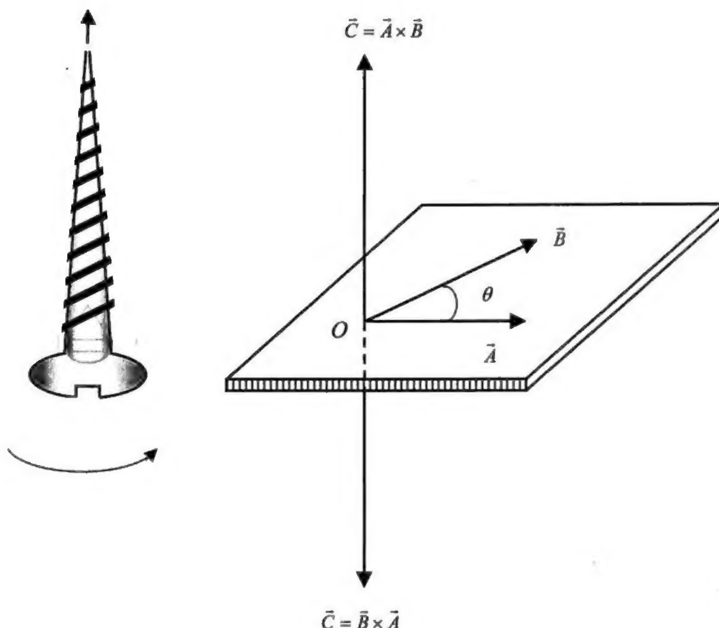


Рис. 1.7. **Векторний добуток двох векторів**

Приклад

Комаха знаходиться на стіні кімнати в точці з координатами (2 м; 1 м). Знайти відстань між комахою і кутом кімнати.

Розв´язання

Кут кімнати можна представити як прямокутну систему координат. Положення комахи на стіні описується двома компонентами *A* і *B* вектора $\vec{C}$, величина якого, що відповідає відстані між комахою і кутом кімнати, знаходиться за формулою:

$$C = \sqrt{A^2 + B^2}\ .$$

Звідси: $C = \sqrt{1^2 + 2^2} = 2{,}24$ м.

Контрольне завдання

Вектор $\vec{A}$ спрямований уздовж осі *X* прямокутної системи координат і має величину 5 см; вектор $\vec{B}$ спрямований уздовж осі *У* і має величину 2 см. Знайти величину і напрямок вектора $\vec{C} = \vec{A} - \vec{B}$.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Що називають скаляром? вектором?
2. Сформулювати правила додавання, віднімання векторів, множення та ділення векторів на скаляр.
3. Дати визначення скалярного добутку та векторного добутку.

2. МЕХАНІКА

Механіка – розділ фізики, що вивчає механічний рух матеріальних тіл та взаємодію цих тіл.

2.1. Основні визначення

Механічний рух – зміна положення тіла з часом відносно іншого тіла або системи тіл, що умовно вважають нерухомою.

У механіці для опису реальних тіл використовують спрощені моделі, такі як матеріальна точка або абсолютно тверде тіло.

Матеріальна точка – це тіло, формою і розмірами якого в умовах даної задачі можна знехтувати.

Абсолютно тверде тіло – це тіло, деформаціями якого в умовах даної задачі можна знехтувати, і відстань між двома точками якого завжди залишається незмінною.

Система відліку – це сукупність системи координат і годинника, зв'язаних з тілом, відносно якого вивчається рух будь-яких інших матеріальних точок або тіл. Наприклад, у декартовій системі координат положення точки *A* в даний момент часу характеризується трьома координатами *X*, *Y* і *Z*.

2.2. Кінематика

2.2.1. Кінематика матеріальної точки і поступального руху твердого тіла

Кінематика вивчає рух тіл без врахування причин, що зумовлюють цей рух.

Траєкторія s(t) – це лінія, яку описує під час руху матеріальна точка. Залежно від форми траєкторії розрізняють *прямолінійний* і *криволінійний* рух точки.

Довжиною шляху Δs називається відстань, яка пройдена точкою за певний проміжок часу і яка вимірюється вздовж траєкторії.

Переміщення $\Delta\vec{r}$ – це вектор, проведений із початкового положення точки, що рухається, в положення її у даний момент часу:

$$\Delta\vec{r} = \vec{r}_t - \vec{r}_0, \tag{2.1}$$

де $\vec{r}_0$ – радіус-вектор точки, що рухається, у початковий момент часу, а $\vec{r}_t$ – радіус-вектор точки у даний момент часу.

Траєкторію, довжину шляху і переміщення показано на рисунку 2.1.

Середня швидкість точки $<\vec{\upsilon}>$ – це відношення переміщення $\Delta\vec{r}$ до проміжку часу Δt, за який воно відбулося (рис.2.2):

$$<\vec{\upsilon}> = \frac{\Delta\vec{r}}{\Delta t}. \qquad (2.2)$$

Одиниця вимірювання швидкості – *м/с*.

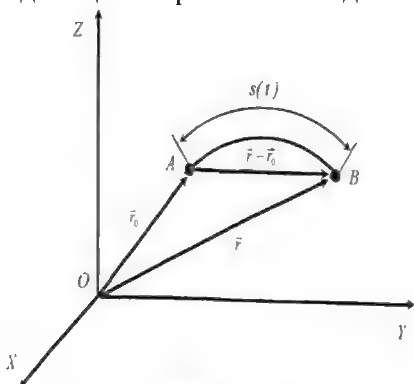


Рис. 2.1. **Траєкторія, довжина шляху і переміщення**

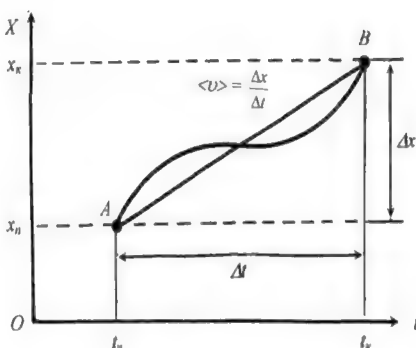


Рис. 2.2. **Середня швидкість руху точки**

Приклад

Бджола летить уздовж осі X так, що в момент часу $t_1 = 1$ с вона знаходиться в точці $X_1 = 12$ м, а в момент часу $t_2 = 3$ с – у точці $X_2 = 4$ м. Знайти модулі векторів переміщення та середньої швидкості польоту бджоли за даний проміжок часу.

Розв´язання

Модуль вектора переміщення бджоли знаходимо за виразом:

$$|\Delta X| = |X_2 - X_1| = |4\text{ м} - 12\text{ м}| = 8\text{ м}.$$

Модуль середньої швидкості визначаємо за формулою:

$$|<\upsilon>| = \left|\frac{\Delta X}{\Delta t}\right| = \left|\frac{X_2 - X_1}{t_2 - t_1}\right| = |(4\text{ м} - 12\text{ м})/(3\text{с} - 1\text{с})| = 8\text{м}/2\text{с} = 4\text{ м/с}.$$

Миттєва швидкість точки $\vec{\upsilon}$ дорівнює першій похідній радіус-вектора за часом:

$$\vec{\upsilon} = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta\vec{r}}{\Delta t} = \frac{d\vec{r}}{dt}. \qquad (2.3)$$

На рис.2.1 видно, що зі зменшенням Δt довжина шляху Δs наближається до $|\Delta\vec{r}|$, отже модуль миттєвої швидкості дорівнюватиме:

$$\upsilon = \left| \vec{\upsilon} \right| = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta s}{\Delta t} = \frac{ds}{dt}. \qquad (2.4)$$

Прискорення – це векторна величина, що характеризує зміну швидкості точки за числовим значенням та напрямком. Під час прямолінійного руху точки вздовж осі x, коли її швидкість зростає або спадає рівномірно, *середнє прискорення* визначається за виразом:

$$\vec{a} = \frac{\Delta \vec{\upsilon}}{\Delta t}, \qquad (2.5)$$

де $\Delta\upsilon$ – зміна швидкості за проміжок часу Δt.

Миттєве прискорення $\vec{a}$ дорівнює першій похідній від швидкості $\vec{\upsilon}$ руху точки за часом t, або другій похідній від радіус-вектора за часом (рис.2.3):

$$\vec{a} = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta \vec{\upsilon}}{\Delta t} = \frac{d\vec{\upsilon}}{dt} = \frac{d^2\vec{r}}{dt^2}. \qquad (2.6)$$

Одиниця вимірювання прискорення – *м/с*^{2} .

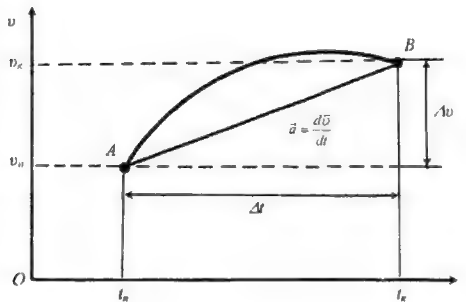


Рис. 2.3. **Середнє прискорення руху точки**

Поступальним називається такий рух твердого тіла, за якого пряма, що з'єднує будь-які дві точки цього тіла, залишається під час руху паралельною сама собі; під час поступального руху всі точки тіла рухаються однаково і тіло можна замінити матеріальною точкою незалежно від його розмірів.

Приклад

Частинка рухається вздовж осі X згідно з рівнянням $X = At^2$, де $A = 3$ м/с^2, X вимірюється в м, а t – в с. Знайти миттєву швидкість руху частинки.

Розв´язання

У початковий момент часу t координата частинки $X_n = 3\,t^2$. Через проміжок часу Δt , тобто в момент часу $t + \Delta t$ координата частинки становить:

$$X_к = 3(t + \Delta t)^2 = 3[t^2 + 2t\Delta t + (\Delta t)^2] = 3t^2 + 6t\Delta t + 3(\Delta t)^2.$$

Звідси переміщення частинки за інтервал часу Δt дорівнює:

$$\Delta X = X_к - X_n = 3t^2 + 6t\Delta t + 3(\Delta t)^2 - 3\,t^2 = 6t\Delta t + 3(\Delta t)^2.$$

Середня швидкість бджоли за інтервал часу Δt дорівнює: $\langle\upsilon\rangle = \dfrac{\Delta X}{\Delta t} = 6t + 3\Delta t.$

Миттєву швидкість бджоли визначимо за виразом (за умови, що $\Delta t \to 0$):

$$\upsilon = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta X}{\Delta t} = 6t \text{ м/с}.$$

Контрольне завдання

Швидкість руху частинки вздовж осі X описується рівнянням $\upsilon = (A - Bt^2)$ м/с, де $A = 40$ м/с, $B = 5$ м/с^3, t вимірюється в секундах. Знайти проекції на вісь X модулів середнього прискорення, з яким рухається частинка за проміжок часу від $t = 0$ до $t = 2$ с, та миттєвого прискорення в момент часу $t = 2$ с.

Відповідь: $\langle a\rangle = -10$ м/с^2; $a = -20$ м/с^2.

2.2.2. Кінематика руху матеріальної точки по колу

Розглянемо рух матеріальної точки, що рухається по коловій траєкторії радіусом r зі швидкістю $\vec{\upsilon}$. Проекції прискорення на дотичну та головну нормаль до траєкторії називають відповідно *тангенціальним* $\vec{a}_\tau$ і *нормальним* $\vec{a}_n$ прискореннями.

Тангенціальна складова прискорення виникає за рахунок зміни швидкості матеріальної точки за модулем; вона направлена по дотичній до траєкторії в даній точці:

$$a_\tau = \frac{d\upsilon}{dt}. \qquad (2.7)$$

Нормальна складова прискорення характеризує зміну у часі напрямку вектора швидкості; вона направлена по радіусу кривизни r до центра кривизни (саме тому його називають *доцентровим прискоренням*), а абсолютна величина визначається за виразом:

$$a_n = \frac{\upsilon^2}{r}. \qquad (2.8)$$

Модуль *повного прискорення* матеріальної точки під час криволінійного руху визначається так (рис.2.4):

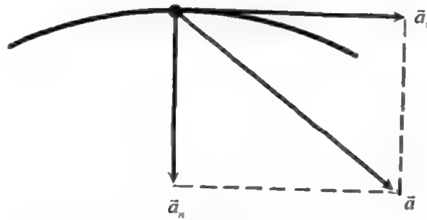


Рис. 2.4. **Повне прискорення точки під час криволінійного руху**

$$a = |\vec{a}| = \sqrt{\left[\left(\frac{d\upsilon}{dt}\right)^2 + \left(\frac{\upsilon^2}{r}\right)^2\right]}. \qquad (2.9)$$

2.2.3. Швидкість руху живих організмів

Рух є однією з ознак живого організму. Живі організми використовують різноманітні способи переміщення по земній поверхні, в водному та повітряному середовищі за допомогою м'язової активності, спеціальних пристосувань (джгутиків, війок, плавників, крил тощо). Типові значення швидкості руху представників живого світу представлені нижче.

2 . 1 . **Швидкість поступального руху деяких тварин**

Таксон	Швидкість руху, км/год
Гепард (*Acinonyx jubatus*)	110
Сокіл (*Falco peregrinus*) під час горизонтального польоту	150
Сокіл (*Falco peregrinus*) під час час пікірування	320
Голкохвостий стриж (*Chaeturinae*)	160
Страус (*Struthio camelus*)	60
Риба парусник (*Istiophorus platypterus*)	110

2 . 2 . **Швидкість поступального руху клітин деяких мікроорганізмів** [Posudin et al., 2010]

Таксон	Швидкість руху, мкм/с
Porphyridium cruentum	0,05
Anabaena variabilis	0,5
Dictyostelium discoideum	0,1
Micrasterias denticulata	1,0
Pinnularia nobilis	2,8
Nitzschia palea	6,0
Navicula peregrina	18,0
Dunaliella salina	48±2
Dunaliella viridis	36±2
Chlamydomonas sp.	200,0
Euglena gracilis	160
Euglena gracilis	84
Euglena rubra	20
Thiospirillum jenense	87
Chromatium okenii	46
Pseudomonas aeruginosa	56
Escherichia coli	16
Bacillus licheniformis	21
Sporosarcina urea	28

Швидкість руху риб залежить від способу їх життя. Для коралових риб важливою є здатність маневрувати, тоді як великим швидкість руху необов'язкова. Такі риби мають достатньо гнучкий, здатний до регулювання хвіст. Навпаки, пелагічні риби, які рухаються з великою швидкістю, характеризуються великим різноманіттям форм та функцій хвостів. Вони можуть бути симетричними (гомоцеркальними) або асиметричними (гетероцеркальними). Серед останніх розрізняють гіпоцеркальні (якщо нижня частина хвоста більша за розмірами, ніж верхня) або епіцеркальні (у протилежній ситуації). Акули та осетри мають епіцеркальні хвости. Риби, що рухаються з великою швидкістю, характеризуються великими значеннями відношення квадрату висоти хвоста H^2 до його площі S, тобто H^2/S.

Швидкість руху водних тварин залежить від розмірів тіла (табл. 2.3).

2.3. Максимальна швидкість руху риб по відношенню до довжини тіла (Videler, 1993)

Вид риби	Довжина, м	Максимальна. швидкість, м/с
Синій кит	30	10
Тунець	3	10
Макрель	0,3	3,3
Оселедець дорослий мальок	 0,2 0,1 0,04 0,02 0.01	 1 0,5 0,16 0.06 0.02
Веслоногі ракоподібні	0.001	0.002
Сперматозоїд морського їжака	0.00015	0.0002

✔ *Для допитливих*

Полярна крачка (*Sterna paradisea*) мігрує на відстань до 3200–4000 км.

Розміри водних тварин коливаються у широких межах - від 24-27 м (максимальна довжина 33 м) у синього кига *Baluenopteru musculus* до 6,2 мм у риби *Photocorynus spiniceps.*

Рекорд розмірів серед дерев належить секвої (*Sequoiadendron giganteum*) – середня висота становить 76–84 м, діаметр – 5–7 м; максимальна висота – 95 м та діаметр – 11 м.

2.3. ДИНАМІКА

2.3.1. Динаміка матеріальної точки і поступального руху твердого тіла

Динаміка – розділ механіки, який вивчає рух тіл у зв’язку з тими причинами, які спричинюють або змінюють цей рух. Класична механіка грунтується на поняттях маси і сили, а також на законах, які пов΄язують ці поняття з кінематичними величинами – зміщенням, швидкістю та прискоренням руху.

Сила – фізична величина, яка характеризує дію одного тіла на інше; наслідком прикладення до тіла сили є набування прискорення або деформації тіла.

Одиниця вимірювання сили – *ньютон* (*Н*): 1 Н = 1 кг·м/с^2.

Маса тіла – фізична величина, яка є однією з основних характеристик матерії, що визначає її інерційні та гравітаційні властивості.

Одиниця вимірювання маси – *кілограм (кг)*.

Типові значення маси різних об’єктів наведено в таблиці 2.4.

2.4. **Типові значення маси різних об’єктів**

Об´єкт	Маса, кг	Об´єкт	Маса, кг
Галактика “Чумацький шлях”	$7\cdot10^{41}$	Індичка	4,5–7,5
		Гуска	4,5–5,0
Сонце	$2\cdot10^{30}$	Качка	2,7–2,9
Земна куля	$6\cdot10^{24}$	Курка	1,4–2,2
Місяць	$7\cdot10^{22}$	Людина	70
Синій кит	10^5–$3\cdot10^5$	Колібрі	$2\cdot10^{-3}$
Слон	5000–7000	Краплина дощу	10^{-4}
Гіпопотам	3000	Комар	10^{-5}
Бізон	1500	Бактерія	10^{-15}
Морж	900	Вірус грипу	10^{-18}
Кінь	400–700	Молекула гемоглобіну	10^{-22}
Свиня	200–350	Атом водню	$1{,}67\cdot10^{-27}$
Баран	100–130	Електрон	$9{,}11\cdot10^{-31}$

2.3.2. Густина

Густина речовини ρ – це маса, що припадає на одиницю об’єму:

$$\rho = m/V, \qquad (2.10)$$

де m – маса тіла; V – об’єм тіла.
Одиниця вимірювання густини – *кг/м^3*. Значення густини деяких речовин наведено в таблиці 2.5.

Густина сферичної частинки радіусом R дорівнює:

$$\rho = \frac{m}{\frac{4}{3}\cdot\pi\cdot R^3} = \frac{m}{\frac{4}{3}\cdot\pi\cdot\left(\frac{D}{2}\right)^3}, \qquad (2.11)$$

де D – діаметр частинки.

2.5. **Густина деяких речовин**

Речовина	Густина, кг/м³	Температура, °С
Повітря	1,293	0
Повітря	1,205	20
Повітря	1,128	40
Вода	999,8	0
Вода	1000,0	4
Вода	999,7	10
Вода	998,2	20
Вода	995,6	30
Вода	992,2	40
Вода морська	1025	0
Пара водяна	0,6	100
Молоко	1028,5	20
Мед	1400–1450	20
Гліцерин	1200	20
Рицинова олія	900	20
Спирт	790	20
Кров тварин	1052–1060	20
Легені	260	40
Внутрішня камера ока	1336	40
Хрящ	1100	40
Кістка	1800–1900	40
Зуб	1950–2380	40
Деревина рослин:		
- *балса Ochromona lagopus*	110–140	
- *кедр Cedrela mexicana*	293	
- *клен Flindersia brayleyana*	436	
- *дуб Castanopsis accuminatissima*	569	
- *олива Olea capensis*	1490	
Грунти	2600–2700	
Компоненти грунтів:		
- кварц	2660	
- глинисті мінерали	2650	
- оксиди заліза	2900	
- органічна речовина	1300	

Приклад

Визначити середню густину земної кулі, маса якої становить $M = 6 \cdot 10^{24}$ кг, а радіус $R = 6{,}4 \cdot 10^{6}$ м. Припустити, що земна куля має сферичну форму.

Розв´язання

Густина сферичного тіла радіусом R дорівнює:

$$\rho = \frac{M}{\frac{4}{3} \cdot \pi \cdot R^3} = (6 \cdot 10^{24}\ \text{кг})/(4/3)(3{,}14)(6{,}4 \cdot 10^{6}\ \text{м})^3 = 5467\ \text{кг/м}^3.$$

Густина прісної води становить 1000 кг/м^3, тоді як густина морської води завдяки високій концентрації розчинених солей досягає 1026 кг/м^3. В цілому, густина води залежить від температури (Табл. 2.6). Густина водяної пари становить 0,6 кг/м^3 (100 °С).

Вода є єдиною сполукою, яка під час охолодження розширюється; отже густина льоду менша, ніж густина води. Через це лід знаходиться на поверхні водойм, що дає можливість зберегтти життєдіяльність водних організмів в умовах охолодження.

2.6. **Густина води**

Густина, кг/м^3	Температура, °С
999.8	0
1000.0	4
999.7	10
998.2	20
995.6	30
992.2	40
983.2	60
971.8	80

Тканини морських тварин (м'язи та кістки) містять білки та неорганічні речовини, через що їх густина варіює в межах 1060-2000 кг/м^3. Густина тварин, що плавають та не мають спеціальних пристосувань для підтримання плавучості, перевищує густину води.

Риба мешкає у прісній воді, густина якої становить 1000 кг/м^3, або у морській воді, густина якої дорівнює 1026 кг/м^3. Втім, м'язова тканина риби характеризується більшими значеннями густини (Табл. 2.7). Для забезпечення плавучості тварини необхідно підігнати її густину до значень густини морської води. Саме з цією метою організм тварини містить речовини з невисокими значеннями густини: жир (930 кг/м^3), сквален та воскові ефіри (860 кг/м^3), гази (≈ 0 кг/м^3).

2.7. **Густина окремих тканин тіла риби [Alexander, 1959]**

Густина Кг/м			
Тканина	Хрящові	Морські костисті	Прісноводні костисті
М'яч	1038-1081	1055	1046-1063
Хрящ	1061-1183		
Кістки	-	1300-1500	1570-2040
Шкіра	1079-1188	1054-1066	-
Кишки	-	1038	-
Легені	893-1069	986-1050	-

Розглянемо тварину об'ємом V з густиною тіла ρ, яка мешкає у воді з меншою густиною $\rho_в$ Нехай тварина використовує деяку субстанцію для забезпечення плавучості з густиною ρ_c та об'ємом V_c.

Первинна маса тварини дорівнює $m = \rho V$, а маса субстанції $m_c = \rho_c V_c$; загальна маса тварини з субстанцією становить $m_s = \rho V + \rho_c V_c$, а загальний об'єм дорівнює $V_з = V + V_c$.

Якщо тварина завдяки застосуванню субстанції має однакову з водою густину, то можна записати:

$$\rho V + \rho_c V_c = \rho_e (V + V_c) \qquad (2.12)$$

звідки можна одержати вираз:

$$V_c/V = (\rho - \rho_в)/(\rho_в - \rho_c). \qquad (2.13)$$

Дня тварини з типовою густиною тіла ρ = 1075 кг/м^3 величини V_c/V наведено у табл. 2.8.

Отже, очевидно, що для забезпечення плавучості у морській воді тварині потрібно заповнити 51% об'єму тіла жиром; у прісній воді об'єм жиру навіть перевищує об'єм тіла тварини.

Тому водні тварини, такі як акули *Centroscymnus* та *Cetorhinus,* використовують вуглеводень сквален, який займає лише 30% об'єму тіла тварини.

Деякі тварини застосовують рідини з невеликими значеннями густини. Відомо, що сольові розчини мають різну густину: хлориду натрію 1018 кг/м^3; сульфату натрію – 1040 кг/м^3; хлориду амонію – 1007 кг/м^3. Тварини (такі як медуза *Scyphozoa* або *Ctenophora)* здатні регулювати густину рідини завдяки важким іонам сульфатів або легким іонам амонію.

2.8. **Об'єми субстанцій, необхідних для забезпечення плавучості водних тварин у прісній та морській воді** [Alexander, 1959]

Субстанція	Прісна вода. $\rho_в$ = 1000 кг/м^3	Морська вода. $\rho_в$ = 1026 кг/м^3
Жир, ρ_c = 930 кг/м^3	1,07	0,51
Сквален та воскові ефіри, ρ_c = 860 кг/м^3	0,54	0,30
Гази, $\rho_г \approx$ 0 кг/м^3	0,08	0,05

Ще один засіб, який використовують водні організми для забезпечення плавучості, це заповнення внутрішніх органів газами

(азотом, киснем або двоокисом вуглецю), які мають невелику густину. До таких органів можна віднести плавальний міхур, який здатний розширюватися і скорочуватися, надаючи можливість рибі чи молюску регулювати густину тіла. Наприклад, якщо риба плаває на глибині, її міхур стискається завдяки збільшенню тиску, отже загальна густина тіла збільшується. Якщо риба плаває у поверхні, її густина зменшується.

∀ Для допитливих

Серед водних організмів найбільшу масу має синій кит *Balaenoplera musculus* – близько 100 тон (максимальна маса, яку було визначено, становила 190 тон); найменшу масу мас представник вудильщикових риб *Photocorynus spiniceps*, який не перевищує 1 мг.

Значення густини біологічних рідин інколи можуть використовуватися як діагностичні критерії стану організму (табл. 2.9).

2.9. **Залежність густини жовчі від стану здоров'я**

Стан здоров'я	Густина, кг/м^3
Норма	1008±0,2
Хронічний холангіогепатит	1004±2,0
Цироз печінки	1001±0,6

Густину використовують як параметр оцінки деревної рослинності та показник росту дерев. На густину впливають кліматичні умови: у тропічних районах густина рослин більша, ніж у північних.

Густина є одним із важливих критеріїв оцінювання якості сільськогосподарських та харчових продуктів [Посудін, 2005]. Наприклад, яйце складається з чотирьох основних компонентів, що характеризуються власною густиною: шкаралупи (2230–2316 кг/м^3); жовтка (1028–1035 кг/м^3); білка (1039–1042 кг/м^3) та підшкаралупової оболонки (близько 1075 кг/м^3). У цілому густина яйця (курячого) становить 1075–1095 кг/м^3. Оскільки густина шкаралупи майже вдвічі перевищує густину інших компонентів, зрозуміло, що вимірювання густини яйця дає можливість оцінити саме якість шкаралупи, тому що її густина залежить від наявності тріщин та інших механічних пошкоджень.

Вимірювання густини лежить в основі *флотаційного методу* контролю якості продуктів: застосування кількох об´ємів з різними

значеннями густини рідини (води, спиртових та сольових розчинів, олії) дають можливість здійснити сортування картоплі, в тому числі солодкої, гороху, бобів, винограду, вишні, чорниці. Крім того, такий метод застосовується для вилучення яблук з внутрішніми дефектами та цитрусових з пошкодженнями від заморозків. Метод відзначається високим рівнем точності сортування; до недоліків можна віднести забруднення розчину та необхідність миття продуктів перед та після сортування. Використання сольових та спиртових розчинів підвищує собівартість процесу вимірювань та завдає певну небезпеку для довкілля.

Вимірюванням густини можна оцінити якість молочних продуктів, таких як молоко, сироватка, згущене молоко та морозиво.

Приклад

Молоко являє собою суміш жирових глобул (1–10 мкм), міцел казеїну (0,1–0,2 мкм) і частинок сироваткового білка (0,01–0,02 мкм). Визначити масу жирової глобули молока діаметром 10 мкм, якщо її густина становить1028,5 кг/м^3.

Розв'язання

Використовуючи формулу (1.2), визначимо масу глобули: $m = \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot \left(\frac{D}{2}\right)^3 \cdot \rho.$

Підставляємо числові дані: $m = \left(\frac{4}{3}\right) \cdot 3{,}14 \cdot \left(\frac{10 \cdot 10^{-6}\,м}{2}\right)^3 \cdot 1028{,}5\ \frac{кг}{м^3} = 7 \cdot 10^{-13}$ кг.

Контрольне завдання

Визначити масу міцели казеїну молока діаметром 0,1 мкм, якщо її густина становить 1110 кг/м^3.

Відповідь: $5{,}81 \cdot 10^{-19}$ кг.

Приклад

Залежність густини молока від температури визначається за допомогою рівняння:

$$\rho = 1 + a + bt + ct^2 + dt^3 ,$$

де t – температура в ^{0}С; a,b,c,d – числові коефіцієнти, наведені в табл.. 2.10.

2. 9. **Значення числових коефіцієнтів** *a,b,c,d*

Продукт	*a*	*b*	*c*	*d*
Незбиране молоко	$3{,}50 \cdot 10^{-2}$	$–3{,}58 \cdot 10^{-4}$	$4{,}9 \cdot 10^{-6}$	$–1{,}0 \cdot 10^{-7}$
Збиране молоко	$3{,}66 \cdot 10^{-2}$	$–1{,}46 \cdot 10^{-4}$	$2{,}3 \cdot 10^{-6}$	$–1{,}6 \cdot 10^{-7}$

Знайти густину незбираного молока за температури 20 ^{0}С.

Розв'язання

Підставляємо числові значення в останнє рівняння:

$$\rho = 1 + 3{,}50 \cdot 10^{-2} – 3{,}58 \cdot 20 \cdot 10^{-4} + 4{,}9 \cdot 400 \cdot 10^{-6} – 1{,}0 \cdot 8 \cdot 10^3 \cdot 10^{-7} =$$

$= 1 + 350 \cdot 10^{-4} - 71{,}6 \cdot 10^{-4} + 19{,}6 \cdot 10^{-4} - 8 \cdot 10^{-4} = 1{,}029$ г/см^3.

Контрольне завдання

Знайти густину збираного молока за температури 20 ^{0}С.

Відповідь: ρ = 1,0333 г/см^3.

Густину використовують як параметр оцінювання деревної рослинності та якості рослинних продуктів.

Густина сухої твердої речовини деревини становить близько $1{,}5 \cdot 10^3$ кг/м^3. У більшості видів деревини, що використовуються людиною у господарстві, густина дорівнює $(0{,}35\text{-}0{,}65) \cdot 10^3$ кг/м^3. Вважається, що найменшу густину має вид *Aeschynomene hispida* ($0{,}044 \cdot 10^3$ кг/м^3), а найбільшу – маслина *Olea capensis* ($1{,}49 \cdot 10^3$ кг/м^3) [Рейвн и др., 1990].

Для допитливих

У 1947 році Тур Хейєрдал і п'ять його супутників здійснили подорож на плоту «Кон-Тікі». Метою його подорожі був намір підтвердити свою гіпотезу про можливість первісного заселення Полінезії мешканцями Південної Америки.

Пліт «Кон-Тікі» складався з 9 бальсових колод довжиною від 10 до 14 м. Бальсове дерево, або Охрома пірамідальна (*Ochroma pyramidale*) – це велике, швидко зростаюче дерево, яке може рости до 30 м у висоту. Деревина дерева – дуже легкий матеріал. Його середня суха густина становить 120–160 кг/м^3. Нагадаємо, що у берези суха густина становить приблизно 600 кг/м^3, а у північної ялини суха густина становить 400 кг/м^3.

Завдяки малому значенню щільності бальси і плавучості плота, мандрівники пройшли близько 6 980 км за 101 день.

2.3.3. Закони Ньютона

В основі класичної механіки лежать три закони Ньютона.

Перший закон Ньютона – *будь-яка матеріальна точка (тіло) зберігає стан спокою або рівномірного прямолінійного руху, доки дія з боку інших тіл не примусить її змінити цей стан.*

Властивість тіл зберігати стан спокою або рівномірного прямолінійного руху називається *інерцією*. Перший закон Ньютона виконується лише в інерціальній системі відліку.

Другий закон Ньютона – *прискорення, якого набуває матеріальна точка (тіло), пропорційне силі, яка викликає це прискорення, збігається з нею за напрямком, і обернено пропорційне масі матеріальної точки (тіла)*:

$$\vec{a} = \frac{\vec{F}}{m}. \qquad (2.14)$$

Рівняння (2.14) можна записати так:

$$\vec{F} = m\vec{a} . \qquad (2.15)$$

<u>*Третій закон Ньютона*</u> *– будь-яка дія матеріальних точок (тіл) одна на одну носить характер взаємодії; сили, з якими діють одна на одну матеріальні точки (тіла), завжди однакові за модулями, протилежні за напрямком і діють уздовж прямої, що з'єднує ці точки (тіла)*:

$$\vec{F}_{21} = -\vec{F}_{12}, \qquad (2.16)$$

де $\vec{F}_{21}$ – сила, що діє на одне тіло з боку іншого; $\vec{F}_{12}$ – сила, що діє на одне тіло з боку іншого.

2.3.4. Закон збереження імпульсу замкнутої системи

Імпульсом (кількістю руху) $\vec{p}$ матеріальної точки, що рухається зі швидкістю $\vec{\upsilon}$, називається добуток маси цієї точки на її швидкість:

$$\vec{p} = m\vec{\upsilon} . \qquad (2.17)$$

Одиниця вимірювання імпульсу – *кг·м/с.*

Якщо матеріальна точка рухається у довільному напрямку, кількість її руху характеризується трьома компонентами:

$$p_x = m\upsilon_x;\ p_y = m\upsilon_y;\ p_z = m\upsilon_z. \qquad (2.18)$$

Розглянемо систему матеріальних точок. Механічна система, на яку не діють зовнішні сили (що діють на систему з боку зовнішніх тіл), або якщо їх рівнодіюча дорівнює нулю, називається *замкнутою* (*ізольованою*).

Для системи матеріальних точок рівняння (2.15) матиме такий вигляд:

$$\frac{d(m\vec{\upsilon})}{dt} = \vec{F}_{зовн} + \vec{F}^{внутр}_{дис}, \qquad (2.19)$$

де $\vec{F}_{зовн} = \Sigma(\vec{F}_i)_{зовн}$ – вектор зовнішніх сил, а $\vec{F}^{внутр}_{дис}$ – вектор внутрішніх дисипативних сил.

Оскільки геометрична сума внутрішніх сил механічної системи за третім законом Ньютона дорівнює нулю, то $\frac{d(m\vec{\upsilon})}{dt} = \vec{F}_{зовн}$. Для замкнутої системи матеріальних точок маємо $\vec{F}_{зовн} = 0$, отже $\frac{d(m\vec{\upsilon})}{dt} = 0$, або $m\vec{\upsilon} = \sum_{i=1}^{n} m_i\vec{\upsilon}_i = \sum_{i=1}^{n} \vec{p}_i = \vec{p} =$ const, тобто *повний імпульс замкнутої системи не змінюється з часом* (*закон збереження імпульсу*).

Для замкнутої системи рівняння (2.19) можна записати так:

$$d(m\vec{\upsilon}) = d\vec{p} = \vec{F}_{зовн}\,dt, \qquad (2.20)$$

де величина $\vec{F}_{зовн}\,dt$ називається *імпульсом сили.*

З рівняння (2.20) видно, що імпульс сили дорівнює зміні кількості руху.

2.3.5. Реактивний рух у природі

Реактивний рух виникає за рахунок відкидання частини маси тіла із певною швидкістю. За законом збереження імпульсу повний імпульс замкнутої системи не змінюється з часом (див. розділ 2.3.4). Отже, при відокремленні від тіла масою M маси m із швидкістю υ, тіло набуває швидкості V, яку можна обчислити за формулою

$$(M - m)V + m\upsilon = 0, \qquad (2.21)$$

звідки

$$V = -\frac{m\upsilon}{M - m}. \qquad (2.22)$$

Швидкість V тіла направлена протилежно напрямку руху υ відкинутого тіла.

Розглянемо рух живих організмів, що супроводжується зміною їх маси.

Личинка бабки-коромисла (*Aeshna* sp.), мешканця прісноводних водойм, використовує реактивний рух у разі небезпеки. Набираючи воду в задню кишку, а потім різко викидаючи її, личинка стрибає вперед завдяки силі віддачі.

Яскравими прикладами таких організмів у морському середовищі є медузи, кальмари, восьминоги, деякі молюски тощо (рис. 2.5). Вони пересуваються завдяки своєрідному реактивному руху, який забезпечується струменем виштовхнутої з особливих порожнин тіла води.

Наприклад, медуза корнерот або різостома (лат. *Rhizostomae*) заповнює парасолькову частину водою, яку виштовхує, внаслідок чого рухається у протилежний бік завдяки скороченню м'язів стінки парасольки.

Складнішими системами є кальмари (лат. *Teuthida*), які мають м'язову накидку, що заповнюється водою. Внаслідок м'′язового скорочення вода виштовхується через сифон, а кальмар рухається у протилежному напрямку. Причому він здатний регулювати напрямок руху завдяки обертанню сифона. Деякі кальмари за рахунок реактивного руху досягають палуби кораблів. Часто кальмар супроводжує викид води з темною чорнильною рідиною для відлякування хижаків. Подовжене та загострене тіло кальмара визначає велику швидкість його руху як у воді (до 70 км/год), так і в повітрі (кальмари можуть вискакувати з води на висоту до 7 м).

Восьминіг (лат. *Octopus vulgaris*) може також плавати щупальцями назад, використовуючи своєрідний водометний двигун, набираючи воду в порожнину, в якій знаходяться зябра, і з силою виштовхуючи її в напрямку, протилежному руху, через лійку, що відіграє роль сопла.

Каракатицы (лат. *Sepiida*) також демонструють реактивний рух. Так, японська каракатиця (*Todarodes paciticus*) рухається під час міграції на відстань близько 2000 км зі швидкістю приблизно 2 км/год. Під час переміщення на короткі відстані вона може розвивати швидкість до 11 км/год. Відомо, що деякі різновиди каракатиць вміють розвивати швидкість понад 30 км/год.

Деякі молюски, такі як морський гребінець (лат. *Pectinidae*), стискують періодично свої стулки, завдяки чому можуть створити реактивну тягу та запобігти зустрічі з хижаками – морськими зірками. В основі раковини знайдено білок абдуктин, пружні властивості якого дають можливість молюску плавати, відкриваючи й закриваючи стулки з частотою 3 коливання в секунду.

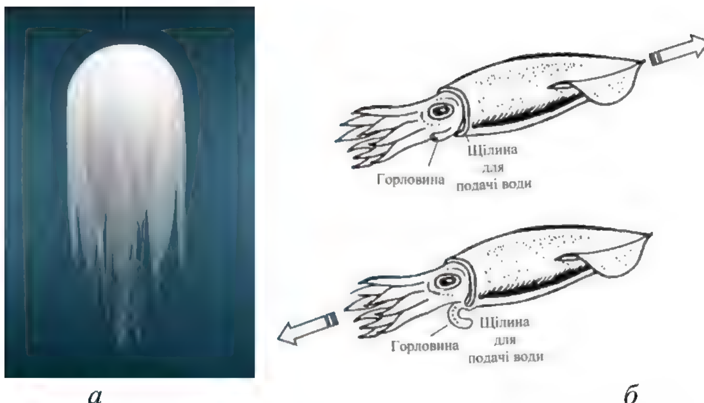


Рис. 2.5. **Реактивний рух у природі**: *а* – медуза; *б* – кальмар (пояснення в тексті)

Серед сільськогосподарських об’єктів реактивний рух демонструє огірок-пирскач пружний або “скажений” огірок (лат. *Ecballium elaterium*). Після достигання плід під великим тиском рідини, що в ньому міститься, відокремлюється від ніжки. Насіння через утворений отвір з силою випорскується на віддаль 1-2 м від рослини.

2.4. Статика твердого тіла

2.4.1. Умови статичної рівноваги

Статика – це розділ механіки, який вивчає умови рівноваги тіл під дією сил. Термін *рівновага* означає, що тіло знаходиться у стані спокою, або його центр мас рухається з постійною швидкістю. Ми будемо розглядати у цьому розділі тіла, що знаходяться у стані спокою, тобто у стані *статичної рівноваги*.

Необхідними умовами статичної рівноваги тіла є:

1) рівність нулю геометричної суми всіх зовнішніх сил, що діють на тіло:

$$\sum_i \vec{F}_i = 0; \quad (2.84)$$

2) рівність нулю геометричної суми всіх моментів зовнішніх сил відносно даного центра:

$$\sum_i \vec{M}_i = 0. \quad (2.85)$$

2.4.2. Важіль. Умови рівноваги важеля

Важіль – найпростіший механізм, який дозволяє меншою силою зрівноважити більшу; являє собою тверде тіло, що обертається навколо нерухомої опори (рис. 2.6).

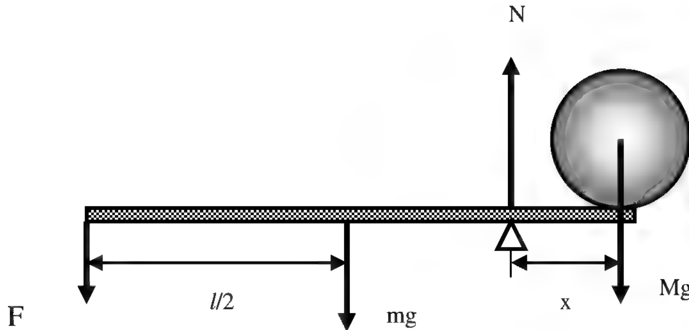


Рис. 2.6. **Важіль**: l – довжина планки; F – сила, що діє на важіль; m – маса планки; M – маса вантажу; x – плече важеля; N – реакція опори

Плече сили – це найкоротша відстань між віссю обертання та напрямком дії сили.

Модуль моменту сили – це добуток сили на плече:

$$M = F \cdot l. \tag{2.86}$$

Якщо опора розташована між точками прикладення сил, то це важіль першого роду; якщо обидві сили прикладені з одного боку опори, то це важіль другого роду.

<u>*Умова рівноваги важеля*</u>: *важіль знаходиться в рівновазі, якщо алгебраїчна сума моментів діючих сил дорівнює нулю, тобто сума моментів сил, що обертають важіль за годинниковою стрілкою (додатних), дорівнює сумі моментів сил, які обертають важіль проти годинникової стрілки (від'ємних)*.

На важіль, зображений на рис. 2.22, діють чотири сили: F – діюча сила; mg – вага планки важеля; Mg – вага вантажу; N – реакція опори. Перші три сили утворюють моменти сил, що обертають важіль відносно точки опори. Умова рівноваги важеля описується рівняннями балансу сил та моментів сил:

$$N - F - mg - Mg = 0; \qquad (2.87)$$

$$-mg(l/2 - x) - F(l - x) + Mgx = 0, \qquad (2.88)$$

де l – довжина планки; m – маса планки; M – маса вантажу; x – плече важеля.

Звідси:
$$F = \frac{Mgx + mg(x - l/2)}{l - x}. \qquad (2.89)$$

Відношення Mg/F характеризує виграш у силі, який надає важіль.

Приклад

Розглянемо важіль, що складається із передпліччя, розміщеного горизонтально, і біцепса, який утворює кут 15^0 з плечовою кісткою (рис. 2.7, *а*). Відстань x від точки опори до точки прикладання сили (еквівалентна схема важеля показана на рис. 2.7,*б*) становить 1/5 відстані від ліктя до долоні з вантажем. Визначити зусилля, яке розвиває біцепс під час утримання тіла вагою 5 Н.

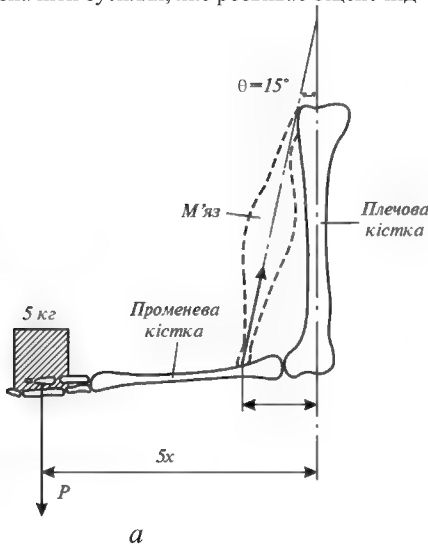
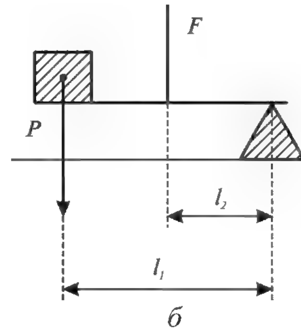


Рис. 2.7. **Кістка як важіль:** *а* – важіль, що складається із плечової, променевої кісток і м'яза; *б* – еквівалентна схема важеля: P – вантаж; F – діюча сила; l_1 s l_2 – плечі важеля



Розв´язання

Умова рівноваги важеля має вигляд:

$$P \cdot l_1 = F \cdot l_2,$$

або:
$$P \cdot 5 \cdot x = F \cdot x \cdot \cos 15^\circ.$$

Звідки:
$$F = \frac{P \cdot 5}{\cos 15^\circ}.$$

Підставляємо числові дані:

$F = \dfrac{5 \cdot 5}{0{,}966} = 25{,}9$ Н.

Контрольне завдання

Визначити зусилля, яке розвиває біцепс для ситуації, зображеної на рис. 2.24.

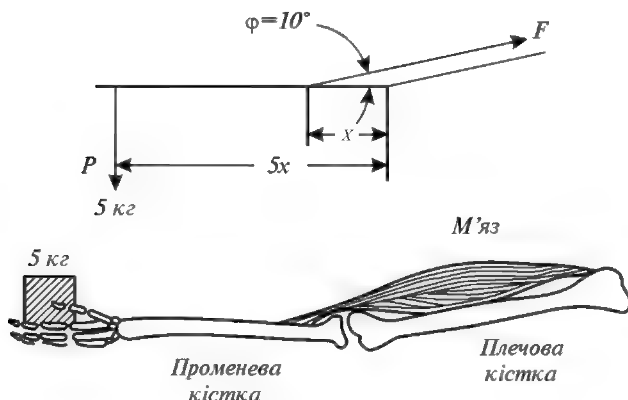


Рис. 2.8. **Важіль та його еквівалентна схема згідно з умовою попереднього завдання**

Відповідь: F = 143,7 Н.

2.5. СИЛИ ТЯЖІННЯ

2.5.1. Закон всесвітнього тяжіння

Закон всесвітнього тяжіння – дві будь-які матеріальні точки з масами m_1 і m_2 притягуються в напрямку одна до одної з силою, що прямо пропорційна добутку мас і обернено пропорційна квадрату відстані між ними:

$$F = G\frac{m_1 m_2}{r^2}, \quad (2.18)$$

де F – сила тяжіння (гравітаційна сила, сила всесвітнього тяжіння); r – відстань між точками; m_1 і m_2 – їх маси; $G = 6{,}672 \cdot 10^{-11}$ Н·м²/кг² – гравітаційна стала.

Матеріальні точки – це будь-які тіла, розміри яких значно менші ніж відстань між ними. Ньютон довів, що сила тяжіння між двома сферичними тілами кінцевих розмірів зі сферичним розподілом речовини також описується рівнянням (2.18).

Розглянемо сили, що діють на нерухоме тіло, розташоване на земній поверхні. З боку Землі діє сила тяжіння F, що визначається за законом всесвітнього тяжіння:

$$F = G\frac{mM_з}{R_з^2}, \qquad (2.19)$$

де m – маса тіла; $M_з$ – маса Землі; $R_з$ – радіус земної кулі.

У векторній формі закон всесвітного тяжіння має вигляд:

$$\vec{F} = -G\frac{mM_з}{R_з^3}\vec{R}, \qquad (2.20)$$

де $\vec{R}$ – одиничний вектор (рис. 2.7, *а*).

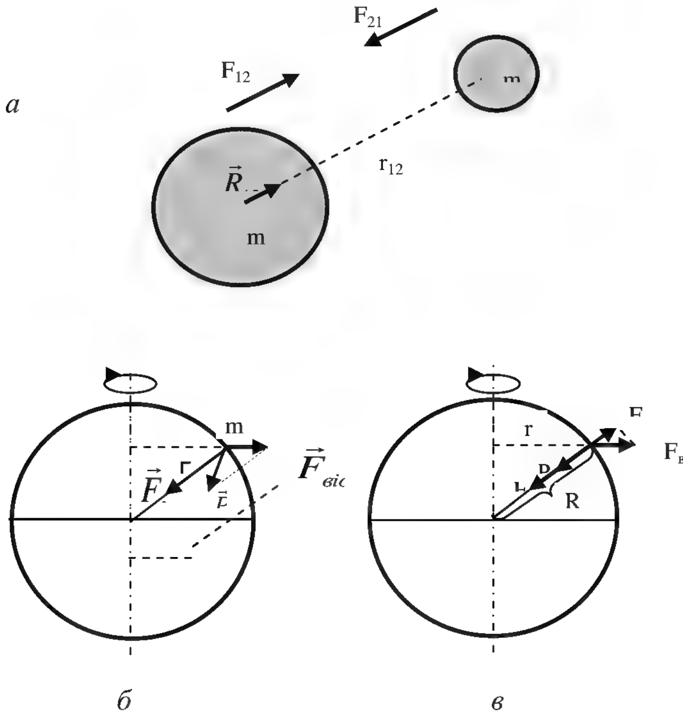


Рис. 2.7. **Взаємодія двох тіл**: *а* – взаємодія двох тіл; *б* – дія сил на тіло, що знаходиться на земній поверхні; *в* – залежність ваги тіла від широти його місцезнаходження. Тут: $\vec{F}_{гр}$ – вектор гравітаційної сили; $\vec{F}_{вд}$ – вектор відцентрової сили; $\vec{P}$ – вектор сили ваги; $F_{гр}$ – гравітаційна сила, $F_в$ – відцентрова сила, P – вага тіла, φ – географічна широта місцезнаходження тіла, r – радіус обертання тіла, R – радіус земної кулі.

2.5.2. Гравітація та живі організми

Гравітація або *тяжіння* – властивість тіл із масою притягуватись одне до одного. На відміну від інших зовнішніх стимулів гравітація існує завжди і не змінюється за величиною; її не можна увімкнути чи вимкнути.

Гравітаксис водоростей. Вертикальна міграція водоростей являє собою поведінковий механізм пошуків оптимального з точки зору їх росту та репродукції положення у водному середовищі. Фотосинтетичні та нефотосинтетичні мікроорганізми використовують світло як зовнішній стимул: при низьких рівнях освітлення вони демонструють позитивний фототаксис, прямуючи до водної поверхні з тим, щоб отримати достатнє для життєдіяльності сонячне випромінювання. Але при високій інтенсивності сонячного випромінювання вони використовують негативний фототаксис, прямуючи у глибину з тим, щоб запобігти руйнуючої дії цього випромінювання. Фотоорієнтація не має місця у темряві, але є на значних глибинах, де світла не вистачає. В цьому разі водні організми використовують гравітацію як зовнішній фактор для вертикальної орієнтації.

Гравітаційне поле Землі є важливим зовнішнім фактором для організмів, що пересуваються у водному середовищі. Таку здатність організмів орієнтувати напрямок свого руху відносно гравітаційного поля називають *гравітаксисом*. Гравітаксис спостерігається у таких водоростей як *Euglena gracilis*, *Chlamydomonas nivalis*, *Cryptomonas*, *Peridinium gatunense* та *P.faeroense*, *Amphidinium caterea, Prorocentrum micans, Dunalialla salina*. Напрямок гравітаційноі орієнтації організмів залежить від виду та віку водорості. Так, *Peridinium faeroense* та молода популяція *Euglena gracilis* виявляют позитивний гравітаксис (рух від водної поверхні), в той час як *Chlamydomonas nivalis*, *Peridinium gatunense*, *Amphidinium caterea*, *Prorocentrum micans* та старим популяціям *Euglena gracilis* притаманний негативний гравітаксис (рух до водної поверхні). Рівень гравітаційної орієнтації водоростей визначається віком культури та часом доби, наявністю важких металів у середовищі, впливом сонячного, зокрема ультрафіолетового випромінювання. Таким чином, гравітаксис є важливим екологічним фактором, який дозволяє водним організмам знаходити кращі умови існування.

Щодо механізмів гравітаксису водоростей, то тут існує дві гіпотези. Згідно з першою гіпотезою пасивної переорієнтації, гравітаксис є чисто фізичним явищем, яке пояснюється

нерівномірним розподілом маси в клітині [Brinkmann, 1968]. Важка частина клітини утворює обертаючий момент, який установлює клітину у вертикальне положення; завдяки дії джгутикового апарата клітина прямує до водної поверхні. Але ця гіпотеза не підтверджується результатами останніх досліджень. Так, гравітаксис *Euglena gracilis* інгібується ультрафіолетовим випромінюванням, тоді як швидкість руху залишається незмінною [Häder and Liu, 1990]. Перша гіпотеза не здатна пояснити, чому молодим популяціям *Euglena gracilis* притаманний позитивний гравітаксис, тоді як старим – негативний. Не пояснюється також реверсія гравітаксиса під впливом важких металів. Експерименти, що були проведені у космосі, свідчать про те, що гравітаксис водоростей залежить від рівня гравітації, але не від магнітного чи електричного поля Землі.

Отже, була запропонована друга гіпотеза [Lebert and Häder,1996] згідно з якою гравітаксис є активний фізіологічний процес, в основі якого лежить різниця густини тіла клітини (1,05 г/мл) та середовища (1,00 г/мл), в якому вона знаходиться. Внаслідок седиментації тіло клітини утворює тиск на клітинну мембрану, що призводить до її зміщення на 1 нм та активізації чутливих до гравітації іонних каналів. На користь цієї гіпотези свідчать результати застосування специфічних препаратів – інгібітора механочутливих каналів гадолінію, іонофору А23187 та ванадату, які навіть при незначних концентраціях пригнічують гравітаксис, тоді як рухливість клітин залишається незмінною. Крім того, ці результати дають можливість допустити участь у механізмі гравіорієнтації електричних потенціалів, що виникають на цитоплазматичній мембрані. Типову схему спостереження та оцінки гравітаксиса водоростей наведено на рис. 2.8.

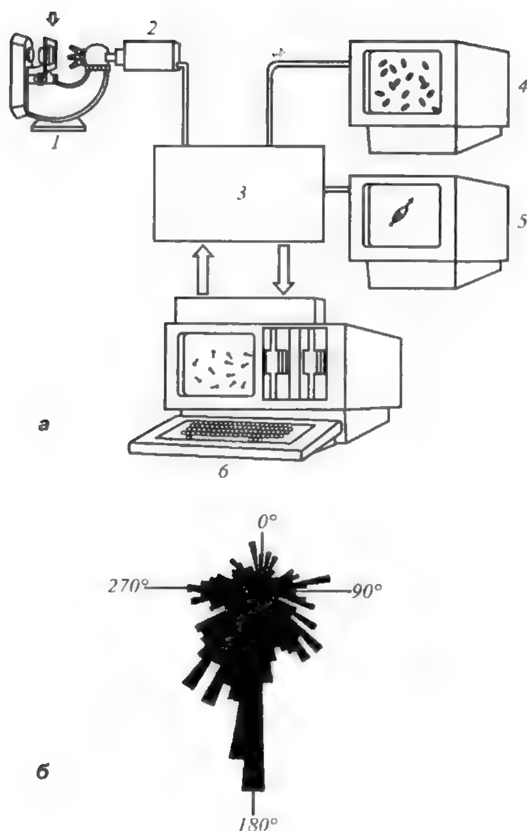


Рис. 2.8. **Гравітаксис водоростей**: *а* – типова схема спостереження та оцінки гравітаксису водоростей (*1* – мікроскоп; *2* – відеокамера; *3* – система обробки інформації; *4* – монітор спостереження за популяцією; *5* – монітор спостереження за окремою клітиною; *6* – комп'ютер); *б* – гістограма кутового розподілу клітин зеленої водорості *Dunaliella salina* під час гравітаксису (кількість клітин 1336; середня швидкість 25,36 мкм/с; рівень гравітаксису 0,352; напрямок гравітаксису 192,89°) [Посудін, 1998]

Гравітропізм рослин. Ростову реакцію рослин, яка викликає вигин або скривлення її певної частини у бік зовнішнього стимула називають *тропізмом.* Якщо рух направлений до стимулу, має місце *позитивний тропізм*; якщо в протилежний бік - *негативний тропізм*.

Коли зовнішнім стимулом є гравітаційна сила, то реакція рослини на неї називається *гравітропізмом*. Рослина, покладена в горизонтальне положення (рис. 2.9), направляє паросток догори (*негативний гравітропізм*), а корінь – донизу (*позитивний гравітропізм*).

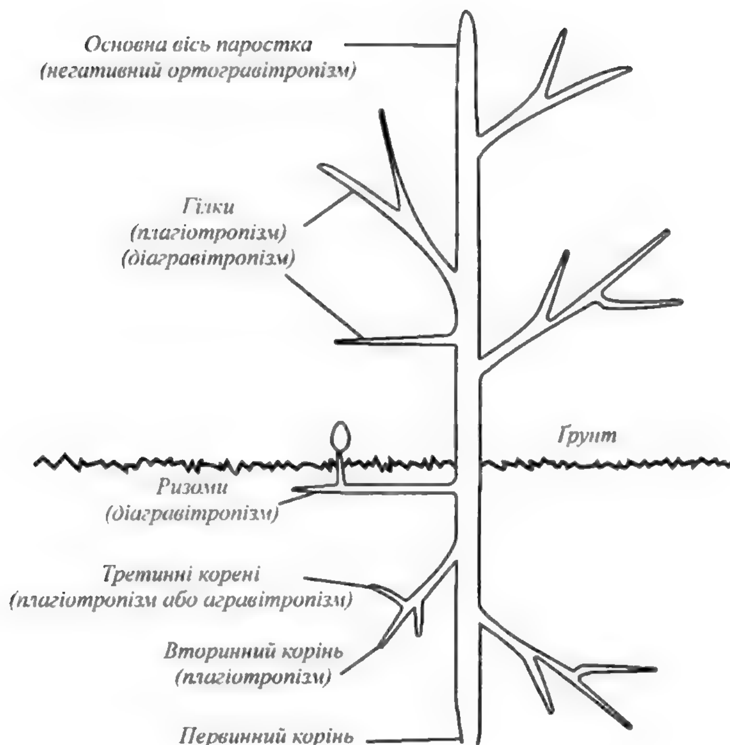


Рис.2.9. **Типові гравітропні відгуки стебла та коріння рослини**

Гравірецепція. На відміну від інших зовнішніх стимулів гравітація існує завжди і не змінюється за величиною. Крім того, гравітацію не можна увімкнути чи вимкнути; вона не характеризується наявністю градієнтів. Клітини на верхніх ділянках стебла чи кореня підлягають дії такої ж гравітаційної сили, що і на нижніх ділянках. Отже, такий зовнішній стимул як гравітацію можна реєструвати тільки завдяки руху певних рослинних чи клітинних структур – руху, внаслідок якого утворюється асиметрія в клітині,

що призводить до виникнення тиску. У 1900 р. Хаберленд та Немек (цит. по [Weevers, 1949]) на основі ретельних цитологічних досліджень прийшли до висновку, що функції чутливих до гравітації органів у рослині виконують зерна крохмалю – так званих *статолитів*. Згідно з сучасними уявленнями механізм сприймання гравітаційної сили відбувається за рахунок осідання *амілопластів* - пластид, що містять зерна крохмалю (від 1 до 8) і розміщені у мембрані. Ці амілопласти, які мають певну масу і густину, рухаються по в´язкій цитоплазмі; при зміні положення рослини вони переміщуються донизу і затримуються біля клітинних стінок. Внаслідок свого накопичення вони утворюють тиск на плазматичну мембрану або ендоплазматичний ретикулум (рис. 2.10).

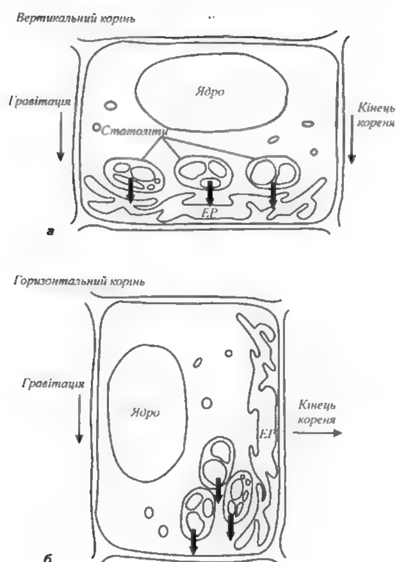


Рис. 2.10. Схематичне пояснення механізму гравірецепції: *а* – однорідний тиск статолітів на ендоплазматичний ретикулум при вертикальній орієнтації коріння; *б* – перерозподіл статолітів при горизонтальній орієнтації коріння, що обумовлює неоднорідний тиск статолітів на ендоплазматичний ретикулум *ЕР*

Рух рецепторів гравітації сприяє активації певних ферментів, що регулюють гормонний метаболізм. Внаслідок переміщення

пластид утворюється градієнт ростових речовин, які забезпечують ріст паростка або кореня.

Вимірювання гравітропізму. В більшості експериментів використовується гравітаційне прискорення на рівні 1 *g* чи менше, що досягається орієнтуванням органа (колеоптиля чи кореня) у положенні, що відрізняється від вертикального. Гравітаційна сила пропорційна синусу кута нахилу органа відносно вертикалі. Якщо потрібно звести нанівець вплив гравітаційного поля, застосовують *кліностати* – прилади, які забезпечують обертальний рух рослинного об´єкта, або проводять *космічні досліди*, в яких досягають стану невагомості

.

2.5.4. Вага тіла

Характер механічного руху залежить від системи відліку. Ті системи, по відношенню до яких виконується перший закон Ньютона (тобто такі системи, які знаходяться у стані спокою або рухаються рівномірно та прямолінійно), називаються *інерціальними системами відліку.* Системи відліку, що рухаються відносно інерціальної системи з прискоренням, називаються *неінерціальними.*

Розглянемо тіло, розміщене поблизу Землі. Крім гравітаційної сили, що визначається за законом всесвітнього тяжіння і завдяки якій тіло рухається з прискоренням вільного падіння, на нього діє за рахунок добового обертання Землі *відцентрова сила інерції* $F_{від} = m\omega^2 r$ (де $\omega = 7{,}3\cdot 10^{-5}$ рад/с – кутова швидкість добового обертання Землі; r – радіус обертання), що направлена від осі обертання.

Геометрична сума сили притягання Землі та відцентрової сили інерції називається *силою тяжіння* (рис. 2.11). Сила притягання знач-но перевищує відцентрову силу інерції, оскільки величина ω^2 дуже мала; отже, сила тяжіння майже не відрізняється від сили гравітаційного тяжіння.

Проекція відцентрової сили інерції $F_{від}$ на напрямок дії сили тяжіння Землі дорівнює:

$$F'_{від} = m\omega^2 r\cos\varphi, \qquad (2.21)$$

де φ – географічна широта місцезнаходження тіла.

Вага P тіла – це сила, з якою тіло внаслідок тяжіння до Землі діє на опору (чи підвіс), що утримує тіло від вільного падіння. Вага тіла виявляється лише тоді, коли на тіло діють інші, ніж сила тяжіння , сили і тіло рухається з прискоренням, відмінним від *g*. Оскільки

маса тіла постійна, а значення g змінюється з широтою, то відповідно змінюється вага тіла. Як видно з рисунку 2.7, *в*, вага тіла визначається як різниця сили тяжіння F і проекції відцентрової сили $F'_{від}$ на напрямок дії сили тяжіння:

$$P = G\frac{mM_з}{R_з^2} - m\omega^2 r\cos\varphi. \qquad (2.22)$$

Враховуючи, що $r = R\cos\varphi$, одержуємо вираз:

$$P = G\frac{mM_з}{R_з^2} - m\omega^2 R\cos^2\varphi. \qquad (2.23)$$

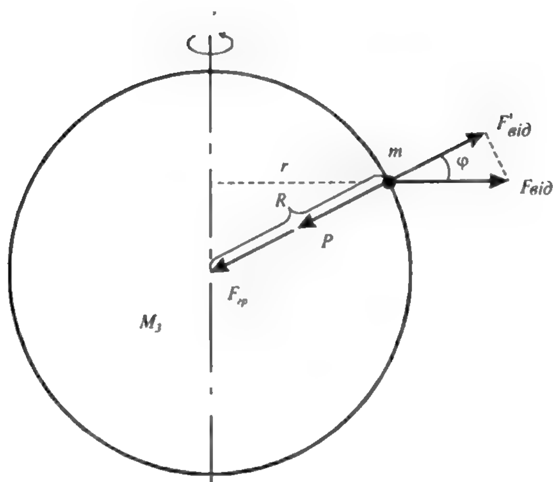


Рис. 2.11. **Дія сил на тіло, що лежить на земній поверхні:**
$F_{гр}$ – гравітаційна сила; $F_в$ – відцентрова сила; P — вага тіла; (φ – географічна широта знаходження тіла; r – радіус обертання тіла; R – радіус земної кулі

Таким чином, вага тіла залежить від географічної широти φ місцезнаходження тіла.

2.6. Пружні сили

2.6.1. Деформації твердого тіла

Механічна деформація – це зміна взаємного розташування множини частинок матеріального середовища, яка призводить до зміни форми та розмірів тіла і зумовлює виникнення сил взаємодії між частинками, тобто появу напружень.

Пружними називаються деформації, які виникають і зникають одночасно з навантаженням і не супроводжуються розсіюванням енергії. *Пластичними* називаються деформації, які залишаються після зняття навантаження і супроводжуються розсіюванням енергії. Якщо після зняття навантаження деформація зникає неповністю, її називають *пружно-пластичною;* якщо величина деформації явно залежить від часу, але оборотна, вона називається *в'язко-пружною.*

Існують деформації *розтягу, стиску, згину, кручення* та *зсуву* (рис. 2.12). Деформація викликає в тілі, що деформується, появу *сили пружності* – внутрішньої сили, що перешкоджає деформації тіла.

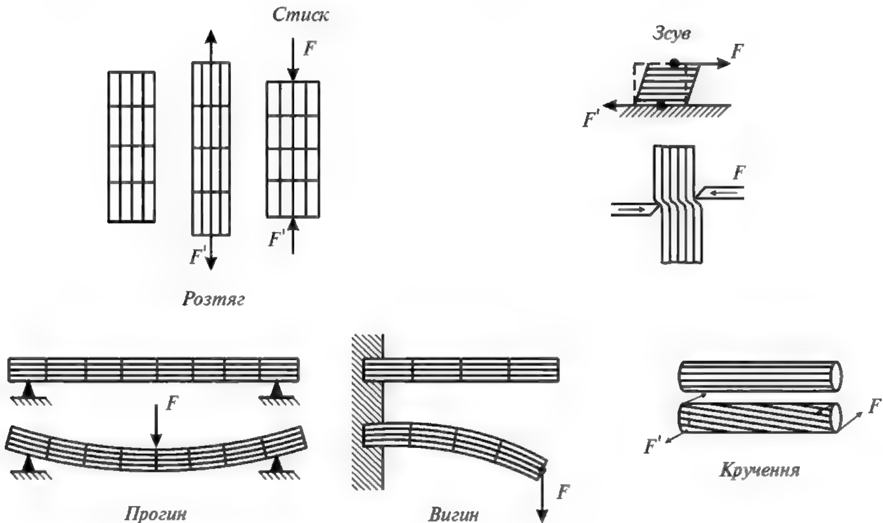


Рис. 2.12. **Типи деформації**

2.6.2. Закон Гука

<u>*Закон Гука*</u> для однобічного розтягу (стиску): *сила пружності $F_{пр}$, що виникає внаслідок деформації тіла, пропорційна видовженню цього тіла x*
:

$$\vec{F}_{пр} = -k\vec{x}, \qquad (2.24)$$

де k – коефіцієнт пружності, що залежить від розмірів і матеріалу тіла (під час розтягу або стиску тіла вздовж осі OX закон Гука набуває вигляду $F_{прX} = -k \cdot x$).

Закон Гука може бути сформульований і записаний так: *внаслідок невеликих деформацій, які є пружними, нормальне напруження пропорційне відносному видовженню:*

$$\frac{F}{S}\ \sigma = E \cdot \frac{\Delta l}{l}\ , \qquad (2.25)$$

де $\frac{F}{S}$ – нормальне механічне напруження, що виникає у поперечному перерізі; S – площа поперечного перерізу тіла; $\frac{\Delta l}{l}$ – відносне видовження тіла; E – модуль Юнга (значення модуля Юнга різних пружних матеріалів наведено в табл. 2.10).

Модуль Юнга характеризує пружні властивості речовини під час невеликих деформацій; він визначається напруженням, що викликає відносне видовження тіла, яке дорівнює одиниці.

Приклад

Коефіцієнт жорсткості пружини показує, яку силу треба прикласти для розтягу пружини на одиницю довжини. Визначити коефіцієнт жорсткості k пружини, прикріпленої одним кінцем до горизонтальної площини, якщо інший кінець зв´язаний з вантажем масою m = 400 г. Видовження пружини становить x = 3 см.

Розв´язання

Вага тіла дорівнює пружній силі: $mg = kx$.

Звідси: $k = \frac{mg}{x}$ = (0,4 кг·9,8 м/с^2)/3·10^{-2} м = 1,31·10^2 Н/м.

Приклад

Смужка тканини завдовжки 5 см із поперечним перерізом 0,1 см^2 вирізана зі стінки аорти, модуль Юнга якої становить 2·10^5 Н/м^2. Яку масу варто прикріпити до вертикально підвішеної смужки, щоб викликати видовження 0,5 см (зміною поперечного перерізу знехтувати).

Розв´язання

Сила F, прикладена до смужки, визначається як: $F = m \cdot g$,

де m – маса прикріпленого вантажу; g – прискорення вільного падіння.

Запишемо закон Гука у термінах нормальної механічної напруги $\sigma = F/S$ та відносного видовження тіла $\varepsilon = \frac{\Delta l}{l}$:

$$\frac{m \cdot g}{S} = E \cdot \frac{\Delta l}{l},$$

звідси:

$$m = \frac{E \cdot \Delta l \cdot S}{g \cdot l} = \frac{(2 \cdot 10^5 \frac{\text{Н}}{\text{м}^2}) \cdot (0{,}5 \cdot 10^{-2} \text{м}) \cdot (0{,}1 \cdot 10^{-4} \text{м}^2)}{(10 \frac{\text{м}}{\text{с}^2}) \cdot (5 \cdot 10^{-2} \text{м})} = 2 \cdot 10^{2} \text{кг.}$$

2.10. **Модуль Юнга для різних пружних матеріалів**

Матеріал	Модуль Юнга E, Н/м^2
Сталь	$2 \cdot 10^{11}$
Кістка	$1{,}5\text{-}2 \cdot 10^{10}$
Колаген	10^7–10^8
Сухожилля	$2 \cdot 10^7$
Хрящ реберний	$1{,}2 \cdot 10^7$
Гума	$2 \cdot 10^6$
Абдуктин	$1{,}9 \cdot 10^6$
Резилін	$1{,}7 \cdot 10^6$
Еластин	$6 \cdot 10^5$
Кровоносна судина	$2 \cdot 10^5$
Клітини гладеньких м’язів: – у стані збудження – у стані спокою	 10^5 10^4
Бамбук	$2 \cdot 10^{10}$
Деревна рослинність	$(0{,}35–1{,}93) \cdot 10^{10}$
Клітинна оболонка водорості *Nitella*	$7 \cdot 10^8$
Чиста целюлоза	10^8

Залежність механічного напруження σ від відносного видовження ε називається *діаграмою розтягу* (рис. 2.13). Тут можна виділити такі ділянки і характерні точки: точка A називається *межею пропорційності*; вона відповідає максимальному напруженню $\sigma_{пр}$, за якого ще виконується закон Гука; точка B – *межа пружності* – напруження, за якого деформація ще залишається пружною; BC – *ділянка плинності*, де деформація відбувається без збільшення напруження; точка C – *межа плинності*; точка D, що відповідає максимальному напруженню $\sigma_{макс}$ тіла перед руйнуванням,

називається *межею міцності*; точка *E* відповідає *розриву тіла*, який відбувається за меншого ніж $\sigma_{макс}$ напруження.

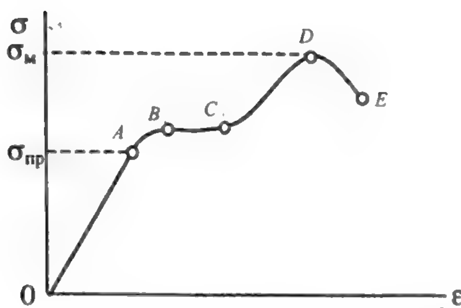


Рис. 2.13. **Діаграма розтягу – графічне зображення залежності механічного напруження σ від відносного видовження** ε (пояснення в тексті)

Типові значення модуля зсуву наведено в табл. 2.11.

2.11 **Модуль зсуву деяких матеріалів**

Матеріал	Модуль зсуву G, Н/м^2
Кістка	$(0,8\text{-}1,5)\cdot 10^{10}$
Сталь	$8\cdot 10^{10}$
Алюміній	$2,6\cdot 10^{10}$
Гума	$1,6\cdot 10^{6}$

2.6.3. Вимірювання модуля Юнга

Розглянемо стержень, до якого прикладена зовнішня сила *F*. Внутрішні сили у стержня будуть чинити опір деформації стержня, в якому виникає через це механічне напруження; сам стержень набуває відносного видовження. Відношення напруження до відносного видовження характеризується модулем Юнга. Величина деформації стержня залежить від величини прикладеної сили, геометрії стержня та його пружних властивостей, тобто модуля Юнга, який можна визначити. Наведемо готові вирази для модуля Юнга.

Модуль Юнга кісткової тканини. Вивчення пружних властивостей тканин організму і, зокрема, кісткової тканини є доцільним з точки зору завдань, які стоять перед сучасною хірургією та ортопедією, пов’язаних з розробкою та впровадженням засобів протезування. Модуль Юнга *E* кісткової тканини можна визначити за прогином кістки еліптичного перерізу (рис.2.14) за виразом:

$$E = \frac{4l^3}{3\pi ab^3} \cdot \frac{F}{\lambda}, \qquad (2.26)$$

де l – довжина стержня; a і b – осі еліпса; $F = mg$ – сила, що прикладена до стержня; m – маса тягарця; g – прискорення вільного падіння; λ – величина згину стержня (“стріла згину”).

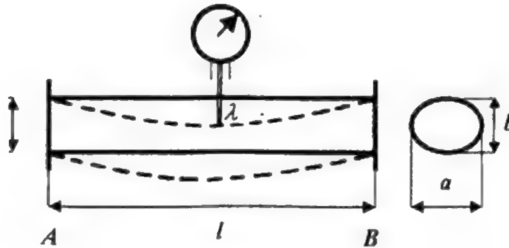


Рис. 2.14. **Визначення модуля Юнга кісткової тканини**

Модуль Юнга рослинної тканини. Рослинна клітина оточена еластичною оболонкою целюлозно-пектинової природи. Оболонки рослинних клітин характеризуються пружними властивостями, які зумовлюють здатність рослинних клітин розтягуватися під впливом зовнішніх навантажень. Модуль Юнга, що характеризує пружні властивості тіл, для чистої целюлози дорівнює 10^8 Н/м^2, що становить близько 5% модуля Юнга для сталі. Клітинна оболонка містить різноманітні компоненти, крім целюлози, через що її модуль Юнга менший, ніж у чистої целюлози. Наприклад, модуль Юнга клітинної оболонки водорості *Nitella* дорівнює $7{\cdot}10^8$ Н/м^2. Модуль Юнга деревної рослинності змінюється в інтервалі $(0{,}35–1{,}93){\cdot}10^{10}$ Н/м^2.

Приклад

Визначити модуль Юнга деревини, з якої виготовлена балка розмірами $a = b = 5$ см, $l = 70$ см, якщо під впливом сили $F = 6860$ Н величина вигину стержня λ дорівнює 0,7 см.

Розв´язання

Підставляємо числові значення у рівняння (2.26):

$$E = \frac{700\ кг \cdot 0{,}7^3 м^3 \cdot 9{,}8\ м \cdot с^{-2}}{4(2 \cdot 5 \cdot 10^{-2} м)^4 \cdot 0{,}7 \cdot 10^{-2} м} = 1{,}34{\cdot}10^{10}\ Н{\cdot}м^{-2}.$$

2.6.4. Пружні властивості біологічних матеріалів

Вивчення пружних властивостей біологічних матеріалів дає змогу досліджувати процеси функціонування опорно-рухового апарату живих організмів. Розглянемо основні біологічні матеріали, що відзначаються надзвичайними пружними властивостями.

Колаген – білок, органічний компонент кісткової тканини, який забезпечує її пружні властивості. Крім того, колаген знаходиться в шкірі і тканинах кровоносних судин.

Еластин являє собою пружний білок, що зустрічається в хребетних у вигляді тонких жмутів у сполучній тканині, яка знаходиться в стінках артерій, особливо біля серця.

Резилін – білок, що зустрічається у комах. Пружні властивості резиліну надають їм можливості здійснювати стрибки. Наприклад, якщо б людина мала можливість стрибати як блоха (*Aphaniptera*), то вона змогла б перескочити через 100-поверховий будинок. Саме завдяки резиліну бджола здатна здійснювати близько 500 мільйонів змахів крилами протягом життєвого циклу. Штучний резилін широко використовується у медицині як замінник пружних серцевих клапанів, стінок кровоносних судин та міжхребцевих дисків.

Абдуктин – білок, знайдений у молюска – морського гребінця (*Pecten*) в основі черепашки; гребінець здатний пливти, відкриваючи і закриваючи стулки з частотою 3 коливання за секунду. Крім того, абдуктин знаходиться в передніх крилах цикади (*Homoptera, Cicadidae*).

Багато біологічних матеріалів містять кілька пружних компонентів, що спричинює специфіч Так, потилична зв'язка *Ligamentum* 2.15) містить такі пружні субстанції Юнга яких значно відрізняються (д відповідає за початковий відгук з кінцевий.

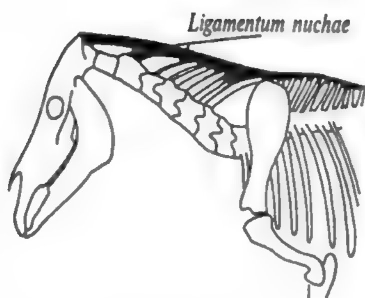


Рис. 2.15. **Розміщення потиличної зв'язки (*Ligamentum nuchae*) у копитних тварин**

Кістки та *м'язи* є основними компонентами опорно-рухового апарату людини і тварини. Вивчення пружних властивостей кісткової тканини доцільно з точки зору завдань, які стоять перед сучасною хірургією та ортопедією, пов'язаних з розробкою та впровадженням засобів протезування.

Крім забезпечення руху, кістки виконують функції підтримки та захисту м'язових тканин, являють собою місце нагромадження кальцію.

За формою кістки поділяються на *довгі, короткі, плоскі* та *ірегулярні*. Маса кісток становить близько 18% загальної маси тіла. Близько 60% об'єму (40% ваги) компактної кісткової тканини займає органічний матеріал колаген; решту – неорганічний матеріал гідроксилапатит $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$. Кришталики цієї речовини розташовані між волокнами колагену і міцно прикріплені до них. Саме така структура кісток зумовлює їх пружні властивості.

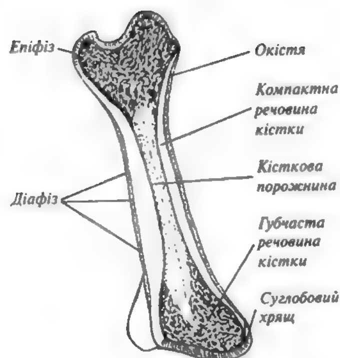


Рис.2.16. **Типова довга кістка**

Модуль пружності кісткової тканини займає проміжне значення між модулями пружності її компонентів і суттєво залежить від їх відсоткового вмісту. Механічні характеристики кістки наведено в табл.. 2.12.

2.12. **Механічні характеристики кістки**

Механічний параметр	Величина, одиниці
Густина компактної кісткової тканини	$1{,}9 \cdot 10^3$ кг/м^3
Границя міцності на розтяг	$1{,}2 \cdot 10^8$ Н $\cdot$м^2
Границя міцності на стиск	$1{,}7 \cdot 10^8$ Н $\cdot$м^2

Контрольне завдання

Стегнова кістка має довжину 25 см і переріз 3 см^2. Визначити силу пружності у процесі стискання кістки на 0,5 мм, якщо модуль Юнга дорівнює $2 \cdot 10^{10}$ Н/м^2.

Відповідь: 12 кН.

2.6.5. Пружні властивості рослинної клітини

Сферична клітина. Спробуємо визначити товщину оболонки клітини сферичної форми радіусом *r* (рис. 1.4). Баланс сил, що діють на оболонку клітини, має вигляд:

$$F\uparrow = F\downarrow, \qquad (2.27)$$

де $F_{\uparrow} = p \cdot \pi r^2$, а $F_{\downarrow} = \sigma \cdot 2\pi r \Delta r$, де p – внутрішньоклітинний тиск, σ – напруження, що виникає в клітинній оболонці, Δr – товщина клітинної оболонки.

Звідси

$$p \cdot \pi r^2 = \sigma \cdot 2\pi r \Delta r. \qquad (2.28)$$

Товщину клітинної оболонки можна знайти за виразом:

$$\Delta r = \frac{pr}{2\sigma}. \qquad (2.29)$$

Підставимо типові значення механічних параметрів для сферичної за формою клітини: $r = 1$ мкм; $p = 20$ атм $= 2 \cdot 10^6$ Н·м$^{-2}$; $\sigma = 2 \cdot 10^7$ Н·м$^{-2}$ в останній вираз, звідки $\Delta r = 50$ нм.

Циліндрична клітина. Клітини такої форми, що мають водорості *Nitella* або *Chara*, відчувають механічні напруження в клітинних оболонках. Якщо радіус циліндра r, а сила, що виникає за рахунок внутрішнього гідростатичного (тургорного) тиску, дорівнює $F_p = p \cdot S = p \cdot \pi r^2$, то цю силу буде зрівноважувати сила, яка обумовлена поздовжнім напруженням σ_L, що виникає в клітинній оболонці (рис. 1.5,*а*).

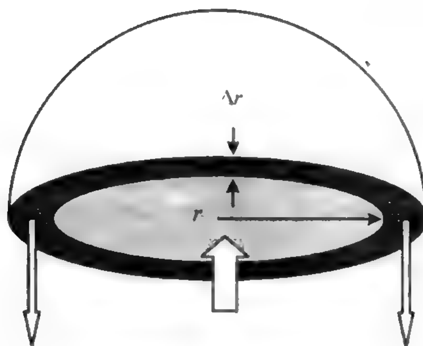


Рис. 2.17. **Баланс сил, що діють на оболонку клітини сферичної форми радіусом *r***

Площа, на яку діє поздовжнє напруження, дорівнює $S_L = 2\pi r \cdot \Delta r$, де Δr – товщина клітинної оболонки. Отже, сила, що виникає в клітинній оболонці, дорівнює $F_L = \sigma_L \cdot 2\pi r \cdot \Delta r$. З балансу сил, що

діють на оболонку ($F_p = F_L$), можна знайти напруження в клітинній оболонці:

$$p \cdot \pi r^2 = \sigma_L \cdot 2\pi r \cdot \Delta r, \qquad (2.30)$$

звідки

$$\sigma_L = \frac{rp}{2\Delta r}. \qquad (2.31)$$

Поздовжнє напруження діє паралельно осі циліндра і протидіє деформації розтягу клітини.

Крім того, в клітині виникає тангенціальне напруження σ_T, яке обмежує радіальне розширення клітини завдяки внутрішньому тиску. Розглянемо циліндричну клітину, що розрізана посередині (рис. 2.18).

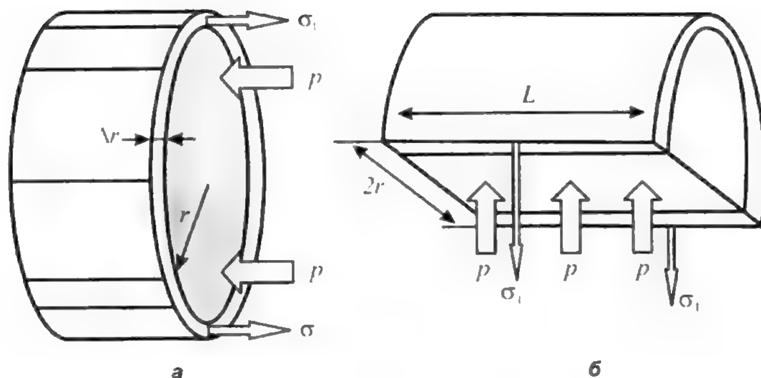


Рис. 2.18. **Механічні напруження у клітинній оболонці**: *а* – поздовжнє напруження σ_L, що діє паралельно осі циліндричної клітини і протидіє деформації розтягу клітини; *б* – тангенціальне напруження σ_τ, що виникає в клітинній оболонці. Тут *p* – тиск, що діє на клітину; *r*– радіус клітини; Δr– товщина клітинної оболонки; *L* – довжина клітини [Нобел, 1973].

Внутрішній тиск *p* діє на площу прямокутника $2rL$, що викликає появу сили $F_T = p \cdot 2rL$. Цю силу буде зрівноважувати сила, яка обумовлена тангенціальним напруженням σ_T, що виникає в клітинній оболонці. Площа, на яку діє тангенціальне напруження, дорівнює $S_T = 2rL$, де *L* – довжина клітинної оболонки (рис. 1.5,*б*). Отже, з балансу сил ($F_p = F_T$) можна знайти тангенціальне напруження:

$$p \cdot 2rL = \sigma_T \cdot 2\Delta rL, \tag{2.32}$$

звідки

$$\sigma_T = \frac{rp}{\Delta r}. \tag{2.33}$$

2.6.6. Пружні властивості рослинного стебла

Деформація згину. Рослинне стебло під впливом зовнішньої сили F (наприклад, вітру) згинається. Під впливом цієї сили певні шари розтягуються, тоді як інші стискуються (рис. 2.19).

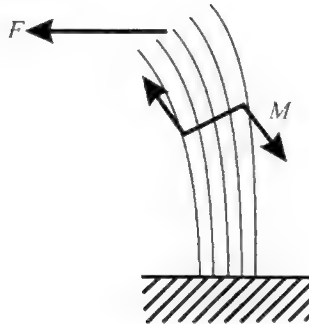


Рис. 2.19. **Схема впливу зовнішньої сили F на деформацію стержня, внаслідок якої утворюється протидіючий момент M**

У стеблі виникають пружні сили, що утворюють обертальний момент, який протидіє моменту сили F. Видно, що основну участь в утворенні протидіючого моменту беруть зовнішні шари стебла, тоді як середні шари ніякої ролі не відіграють. Отже, якщо вилучити центральну частину стебла, її опір на згин не зміниться. Математичні розрахунки свідчать, що найбільший опір згину виявляють трубки, в яких відношення внутрішнього діаметра до зовнішнього становить 8:11. Саме таке співвідношення мають стебла більшості рослин. Яскравим представником рослин, які позбавлені центральної частини стебла, є бамбук. Цю рослину ефективно використовують для одержання сировини, продуктів харчування та будівельних матеріалів 2,2 млрд населення світу; деякі види бамбуку ростуть зі швидкістю близько одного метра за добу. Модуль Юнга тканини

бамбуку дорівнює $2 \cdot 10^{10}$ Н/м^2, тобто бамбук більш пружний, ніж сталевий стержень, модуль Юнга якого становить $2{,}1 \cdot 10^{11}$ Н/м^2. У той же час відношення маси бамбуку до його об´єму становить 600 кг/м^3, тоді як для сталі це відношення дорівнює 7800 кг/м^3.

Вимірювання пружних параметрів рослинного стебла. Відомо, що рослини здатні адаптуватися до механічних факторів навколишнього середовища (наприклад, вітру). Багато рослин обмежують висоту та збільшують діаметр стебла у відповідь на постійно діючі механічні стимули [Nobel, 1981]. Цей процес адаптації супроводжується відповідною зміною пружних властивостей стебла. Схему приладу для дослідження залежності пружних властивостей ксилеми (провідної тканини, по якій здійснюється основне транспортування води і мінеральних речовин в рослині) від впливу механічних стимулів наведено на рис. 1.7 [Hepworth, Vincent, 1999].

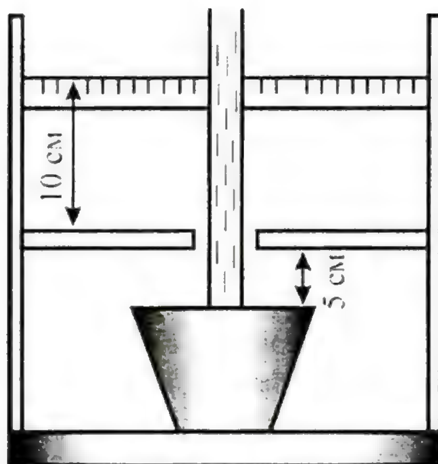


Рис.2.20. **Схема приладу для дослідження залежності пружних властивостей ксилеми від впливу механічних стимулів** [Hepworth, 1999].

Рослини були поділені на чотири групи: одна – контрольна, тоді як інші підлягали дії повітряного потоку різної інтенсивності двадцять разів на день по 2 хв протягом 8 тижнів. Повітряний потік викликав е другій групі відхилення на 3,5 см, третій – на 10,5 см, е четвертій – на 17 см (відхилення виміряли на висоті 15 см від

грунтової поверхні). Опір стебла згину оцінювали за допомогою індексу жорсткості на згин:

$$EI = \frac{4F(h^{2/3})^4}{\pi h\sigma}, \qquad (2.34)$$

де F – діюча сила; h – висота рослини; σ - механічне напруження.

Результати досліджень з рослиною (*Nicotiana tabacum* "Samsun") свідчать про те, що рослина відповідає на постійно діючі механічні стимули збільшенням товщини циліндру, що утворюється ксилемною тканиною.

2.6.7. Потенціальна енергія пружно-деформованого тіла

Потенціальна енергія пружно-деформованого тіла дорівнює максимальній роботі, що здійснюється силами пружності, які відновлюють первинні розмір та форму тіла. Потенціальну енергію пружно-деформованого тіла визначають так:

$$W_{пр} = \frac{k \cdot x^2}{2} = \frac{E \cdot S \cdot (\Delta l)^2}{2 \cdot l} = \frac{\sigma^2 \cdot V}{2 \cdot E}, \qquad (2.35)$$

де k – коефіцієнт пружності; x – видовження цього тіла; E – модуль Юнга; S – площа поперечного перерізу тіла; Δl – видовження; l – довжина тіла; σ – нормальна механічна напруга (Н/м^2); V – об'єм тіла.

Приклад

Визначити роботу, що виконується під час стискування стегнової кістки собаки на 0,5 мм, яка має довжину 25 см і переріз 3 см^2. Модуль Юнга дорівнює $2{\cdot}10^{10}$ Н/м^2.

Розв´язання

Робота стискання кістки витрачається на збільшення її потенціальної енергії:

$$A = W_{пр} = \frac{E \cdot S \cdot (\Delta l)^2}{2 \cdot l}.$$

Підставляємо числові дані:

$$A = \frac{(2 \cdot 10^{10}\ \frac{Н}{м^2}) \cdot (3 \cdot 10^{-4} м^2) \cdot (25 \cdot 10^{-8} м^2)}{2 \cdot 0{,}25 м} = 3\ Дж.$$

Приклад

Стрибок блохи масою $m = 0{,}45{\cdot}10^{-6}$ кг характеризується вертикальною компонентою швидкості $\upsilon = 1$ м/с, яку вона досягає через $t = 10^{-3}$ с, та висотою стрибка

$h = 3{,}5{\cdot}10^{-2}$ м. Визначити такі параметри:

а) прискорення, з яким стрибає блоха;
б) кінетичну енергію блохи;
в) енергію м'язів блохи, яка становить 20% маси тіла комахи, якщо питома потужність м'язів дорівнює P/m = 60 Вт/кг;
г) енергію, що накопичує блоха в двох задніх кінцівках (об'єм кожної з яких становить $1{,}4\cdot10^{-4}$ мм^3) під час стискання резиліну, що знаходиться в цих кінцівках;
д) на яку відстань змогла стрибнути людина, якщо б вона мала пружні властивості блохи? Нагадуємо, що блоха стрибає на відстань, що перевищує її розміри в 200 разів.

Розв´язання

а) прискорення, з яким стрибає блоха, визначається за виразом:

$$a = \upsilon/t = (1\ \text{м/с})/(10^{-3}\ \text{с}) = 10^3\ \text{м/с}^2.$$

Отже, $a \approx 100g$ (де g – прискорення вільного падіння);

б) кінетична енергія блохи розраховується за формулою:

$$E_к = \frac{m\upsilon^2}{2} = \frac{1}{2}\,0{,}45\cdot10^{-6}\ \text{кг}\cdot(1\ \text{м/с})^2 = 22{,}5\cdot10^{-6}\ \text{Дж}.$$

в) енергія м'язів блохи визначається так:

$$E_м = 20\%\cdot(P/m)\cdot m\cdot t = 0{,}2\cdot60\ \text{Вт/кг}\cdot0{,}45\cdot10^{-6}\ \text{кг}\cdot10^{-3}\ \text{с} = 5{,}4\cdot10^{-6}\ \text{Дж}.$$

Отже, енергії м'язів блохи явно недостатньо для забезпечення стрибка ($E_м < E_к$);

г) використовуючи формулу (2.28) та табл. 2.1, знаходимо потенціальну енергію 1 мм^3 пружно-деформованого резиліну:

$$E_{пр} = \frac{k\cdot x^2}{2} = \frac{E\cdot S\cdot(\Delta l)^2}{2\cdot l} = \frac{1}{2}\cdot1{,}7\cdot10^6\ \text{Н/м}^2\cdot10^{-9}\ \text{м}^3 = 0{,}85\cdot10^{-3}\ \text{Дж}.$$

Загальна енергія, що нагромаджується двома кінцівками, становить:

$$E_к = 2\cdot1{,}4\cdot10^{-4}\cdot0{,}85\cdot10^{-3}\ \text{Дж} = 23{,}8\cdot10^{-6}\ \text{Дж}.$$

Цієї енергії достатньо для забезпечення стрибка ($E_к > E_к$);

д) людина, яка б мала пружні властивості блохи, змогла б стрибнути на довжину стадіону.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Що таке деформація?
2. Дайте визначення пружної і пластичної деформації.
3. Перелічіть відомі Вам види деформації.
4. Запишіть і сформулюйте закон Гука.
5. Розкрийте фізичний зміст модуля Юнга.
6. Що таке нормальна механічна напруга?
7. Що називають відносною деформацією?
8. Нарисуйте діаграму розтягу і вкажіть точки, що відповідають границям пружності, плинності і міцності.
9. В яких границях діаграми розтягу діє закон Гука?
10. Назвіть пружні біологічні матеріали.
11. З чого складаються кістки?

2.7. Робота, потужність та енергія

Робота сили – це міра дії сили, яка залежить від чисельної величини і напрямку сили та від переміщення точки її прикладання.

2.7.1. Робота постійної сили

Якщо тіло рухається прямолінійно і на нього діє постійна сила $\vec{F}$, яка утворює деякий кут α з напрямком переміщення, то робота цієї сили визначається як скалярний добуток вектора сили $\vec{F}$ на вектор переміщення $\vec{r}$:

$$A = \vec{F} \cdot \vec{r}, \tag{2.36}$$

або

$$A = |\vec{F}| \cos\alpha \cdot |\vec{r}|. \tag{2.37}$$

2.7.2. Робота змінної сили

У загальному випадку, коли сила може змінюватися як за модулем, так і за напрямком, доцільно ввести поняття елементарної роботи dA:

$$dA = \vec{F} \cdot d\vec{r} = F\cos\alpha \cdot ds, \tag{2.38}$$

де $ds = |d\vec{r}|$ – елементарний шлях.

Робота A, яка виконується силою $\vec{F}$ на ділянці траєкторії від точ-ки *1* до точки *2*, дорівнює сумі елементарних робіт сили $\vec{F}$ на всіх нескінченно малих ділянках траєкторії; ця сума зводиться до інтеграла:

$$A \cong \int_1^2 \vec{F} d\vec{r} = \int_{S_1}^{S_2} F\cos\alpha \cdot ds. \tag{2.39}$$

Одиниця вимірювання роботи – *джоуль (Дж)*: 1 Дж = 1 Н ·м.

2.7.3. Потужність

Якщо зовнішня сила прикладена до об’єкта і при цьому виконується робота ΔA за проміжок часу Δt, то *середня потужність* визначається як відношення роботи до проміжку часу:

$$\langle N \rangle = \frac{\Delta A}{\Delta t}. \qquad (2.40)$$

Миттєва потужність – це відношення елементарної роботи dA, що здійснюється цією силою $\vec{F}$ за малий проміжок часу, до його тривалості dt:

$$N = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta A}{\Delta t} = \frac{dA}{dt}. \qquad (2.41)$$

Використовуючи вираз (2.42), одержимо:

$$N = \frac{\vec{F} \cdot d\vec{r}}{dt} = \vec{F} \cdot \vec{\upsilon}. \qquad (2.42)$$

Одиниця вимірювання потужності – *ват (Вт)*: 1 Вт = 1 Дж/с = 1 кг·м^2/с^2. Позасистемною одиницею потужності є *кінська сила (к.с.)*: 1 к.с. = 746 Вт.

Використовуючи одиниці потужності, можна визначити таку одиницю енергії (або роботи) як *кіловат-година (кВт·г)*: 1 кВт·г = = (10^3 Вт)·(3600 с) = 3,6·10^6Дж = 3,6 МДж.

Приклад

Двигун, що використовується у підйомнику, забезпечує підіймання вантажу масою 100 кг на висоту 10 м за 20 с. Визначити потужність двигуна (g =10 м/с^2).

Розв´язання

Використовуючи рівняння (2.46), одержимо з урахуванням того, що напрямки сили та швидкості збігаються:

$N = F \cdot \upsilon = mg\upsilon$ = 100 кг·10 м/с^2·(10 м/20 с) = 500 Вт.

2.7.4. Енергія

Енергія – фізична величина, що є загальною мірою руху та взаємодії всіх видів матерії.

Кінетична енергія механічної системи – це енергія механічного руху цієї системи. Кінетична енергія тіла $E_к$ залежить від маси тіла m та швидкості його поступального руху υ:

$$E_к = \frac{1}{2} m\upsilon^2. \qquad (2.43)$$

Розглянемо матеріальну точку, що рухається під впливом постійної сили у напрямку дії цієї сили. Робота сили під час переміщення матеріальної точки дорівнює зміні кінетичної енергії цієї точки:

$$A = \frac{1}{2} m\upsilon_2^2 - \frac{1}{2} m\upsilon_1^2, \qquad (2.44)$$

де υ_1 та υ_2 – початкова та кінцева швидкості руху матеріальної точки.

Потенціальна енергія – це механічна енергія системи тіл, що визначається їх взаємним розташуванням і характером сил взаємодії між ними.

Робота, що виконується консервативною силою $\vec{F}$ з переміщення частинки вздовж осі x, дорівнює:

$$A_к = \int_{x_п}^{x_к} F_x dx = -\Delta E_п = E_{п_1} - E_{п_2}, \qquad (2.45)$$

де $E_{п_1}$ та $E_{п_2}$ – потенціальна енергія частинки у початковому та кінцевому положеннях відповідно.

Отже, робота, що здійснюється консервативними силами, дорівнює від'ємній зміні потенціальної енергії.

Енергія механічного руху та взаємодії називається *повною механічною енергією.*

Закон збереження енергії у механіці – повна механічна енергія замкнутої системи тіл, між якими діють лише консервативні сили, залишається сталою:

$$E_к + E_п = \text{const}, \qquad (2.46)$$

де $E_к$, $E_п$ – кінетична та потенціальна енергії системи відповідно.

Цей закон еквівалентний твердженню, що якщо кінетична енергія консервативної системи збільшується (або зменшується) на певну величину, то потенціальна енергія буде зменшуватися (або збільшуватися) на ту ж саму величину.

Приклад

Лижник спускається з пагорба висотою 100 м. Визначити його швидкість біля підніжжя пагорба, нехтуючи силою тертя та опором повітря.

Розв´язання

Запишемо закон збереження енергії:

$$E_{кв} + E_{пв} = E_{ко} + E_{по},$$

де $E_{кв}$ та $E_{пв}$ – кінетична і потенціальна енергія лижника на вершині пагорба, а $E_{ко}$ та $E_{по}$ – кінетична та потенціальна енергія лижника біля основи пагорба відповідно.

Останнє рівняння можна переписати так:

$$0 + mgh = \frac{1}{2}m\upsilon^2 + 0.$$

Звідси:

$$\upsilon = \sqrt{2gh} = \sqrt{2 \cdot 9{,}8 м/с^2 \cdot 100 м} = 44{,}27 \text{ м/с}.$$

2.7.5. Енергія та обмін речовин

Обмін речовин (метаболізм) – це сукупність процесів перетворення речовин і енергії в живих організмах, які становлять основу їх життєдіяльності. Обмін речовин передбачає руйнування складних органічних речовин, яке супроводжується звільненням енергії, потрібної для інших процесів, та утворенням складних субстанцій, що формують речовину для тканин та органів. Живий організм одержує енергію з продуктів харчування; ця енергія витрачається на нагрівання і здійснення роботи. Типове значення обміну речовин як швидкості перетворення хімічної енергії у теплову та механічну для людини масою 70 кг у стані спокою становить 120 Вт. Протягом доби значення обміну речовин зростає до 120 Вт·24 г·3600 с = 10368 кДж = 0,2389 ккал/кДж·10368 кДж = 2477 ккал. Таким чином, людині щодобово потрібно оодержувати через харчування близько 2500 ккал з тим, щоб підтримувати свою масу. Зміна маси тіла на 1 кг еквівалентна енергії близько 7700 ккал.

Приклад

Альпініст масою 90 кг піднявся на вершину гори висотою 1000 м. Якщо припустити, що 20 % хімічної енергії, що одержав альпініст через харчування, витрачається на механічну енергію, визначити кількість енергії, яку він споживає.

Розв΄язання

Робота, яку виконує альпініст під час підіймання на гору висотою h, дорівнює:

$$A = mgh = 90 \text{ кг} \cdot 9{,}8 \text{ кг} \cdot \text{м/с}^2 \cdot 1000 \text{ м} = 8{,}82 \cdot 10^5 \text{ Дж} =$$
$$= 0{,}2389 \text{ ккал/кДж} \cdot 8{,}82 \cdot 10^5 \text{ Дж} = 2{,}1 \cdot 10^2 \text{ ккал}.$$

Хімічна енергія, що одержав альпініст через харчування, становить $2{,}1 \cdot 10^5$ ккал/0,2 = = 1050 ккал. Оскільки зміна маси тіла на 1 кг еквівалентна енергії 7700 ккал, зменшення маси тіла альпініста внаслідок підіймання на гору дорівнюватиме:

$$\Delta m = 1050 \text{ ккал}/7700 \text{ ккал/кг} = 0{,}136 \text{ кг}.$$

Приклад

Кожний день раціон корови живою масою 500 кг, необхідний для підтримання життя та одержання надою 10 кг, включає 940 г засвоюваних білків, 290 г жирів, 800 г цукру та 3700 г клітковини. Визначити роботу, що виконала корова під час випасу, та теплоту, виділену у процесі згорання кормів за такого щоденного раціону,

якщо корова піднялась на пагорб висотою h =500 м. Калоричні еквіваленти поживних речовин:

$$Q_б^{\circ} = 17000\frac{кДж}{кг};\ Q_{ж}^{\circ} = 39000\frac{кДж}{кг};\ Q_ц^{\circ} = 17000\frac{кДж}{кг};\ Q_{кл}^{\circ} = 17000\frac{кДж}{кг}.$$

Розв´язання

Робота, яку виконала корова під час випасу:

$$A = F \cdot h = mgh = 500 \cdot 10 \cdot 500 = 2{,}5 \cdot 10^6 \text{ Дж}.$$

Теплота, яка була виділена при згоранні кормів, визначається так:

$$Q = m_б \cdot Q_б^{\circ} + m_{ж} \cdot Q_{ж}^{\circ} + m_ц \cdot Q_ц^{\circ} + m_к \cdot Q_к^{\circ}.$$

Підставляємо числові дані:

$$Q = 0{,}94 \cdot 17000 + 0{,}29 \cdot 39000 + 0{,}8 \cdot 17000 + 3{,}7 \cdot 17000 =$$
$$= 15980 + 11310 + 13600 + 62900 = 103790 \text{ кДж} = 103{,}79 \cdot 10^6 \text{ Дж}.$$

2.8. Обертальний рух

2.8.1. Кінематика руху матеріальної точки по колу

Розглянемо рух матеріальної точки, що рухається по коловій траєкторії радіусом r зі швидкістю $\vec{\upsilon}$. Проекції прискорення на дотичну та головну нормаль до траєкторії називають відповідно *тангенціальним* $\vec{a}_\tau$ і *нормальним* $\vec{a}_n$ прискореннями.

Тангенціальна складова прискорення виникає за рахунок зміни швидкості матеріальної точки за модулем; вона направлена по дотичній до траєкторії в даній точці:

$$a_\tau = \frac{d\upsilon}{dt}. \qquad (2.47)$$

Нормальна складова прискорення характеризує зміну у часі напрямку вектора швидкості; вона направлена по радіусу кривизни r до центра кривизни (саме тому його називають *доцентровим прискоренням*), а абсолютна величина визначається за виразом:

$$a_n = \frac{\upsilon^2}{r}. \qquad (2.48)$$

Модуль *повного прискорення* матеріальної точки під час криволінійного руху визначається так (рис.2.21):

$$a = |\,\vec{a}\,| = \sqrt{\left[\left(\frac{d\upsilon}{dt}\right)^2 + \left(\frac{\upsilon^2}{r}\right)^2\right]}. \qquad (2.49)$$

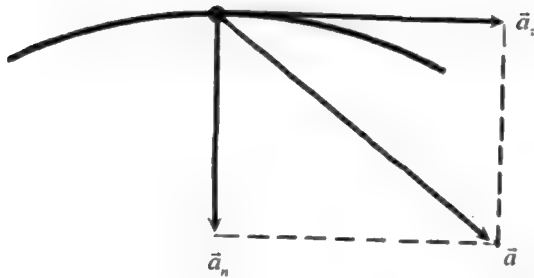


Рис. 2.21. **Повне прискорення точки під час иволінійного руху**

2.8.2. Сили, що виникають під час криволінійного руху

Згідно з рівнянням (2.48), матеріальна точка, що бере участь в обертальному русі, набуває нормального прискорення $a_n = \frac{\upsilon^2}{r}$. Воно спрямоване до центра кола і називається *доцентровим.* Відповідно силу, яка діє на матеріальну точку і направлена вздовж головної нормалі до її траєкторії у бік центра кола, називають *доцентровою*:

$$F_д = ma_n = m\frac{\upsilon^2}{r}. \quad (2.50)$$

Сила, з якою матеріальна точка, що рухається по криволінійній траєкторії (по колу), діє на зв´язок, який обмежує свободу руху точки і змушує її рухатися криволінійно, називається *відцентровою.* Відцентрова та доцентрова сили дорівнюють одна одній, мають протилежні напрямки, оскільки прикладені до різних тіл.

Приклад

Тіло сферичної форми масою 1 кг, до якого прикріплена мотузка довжиною 1,5 м, обертається у горизонтальній площині. Визначити максимальну швидкість руху тіла, якщо сила, що діє на мотузку, дорівнює 50 Н.

Розв´язання

Використовуючи рівняння (2.39), знайдемо швидкість руху тіла:

$$\upsilon = \sqrt{\frac{F_д r}{m}} = \sqrt{\frac{(50H)(1{,}5м)}{1кг}} = 8{,}7 \text{ м/с}.$$

Розглянемо горщик з рослиною на столі, що обертається з кутовою швидкістю ω, на відстані r від осі обертання. Рослина буде рости під кутом θ до вертикальної осі, який визначається впливом гравітаційного g та інерціального $\omega^2 r$ прискорень (рис. 2.22).

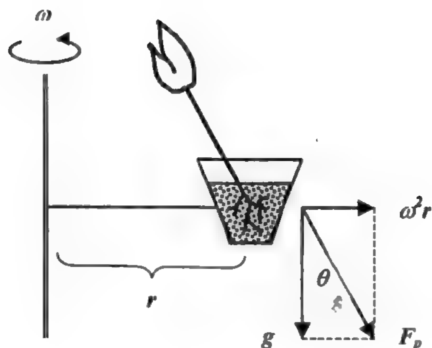


Рис. 2.22. **Вплив гравітаційної та відцентрової сил на рослину, яка розміщена на столі, що обертається з кутовою швидкістю ω, на відстані r від осі обертання: внаслідок дії результуючої сили F_p рослина буде рости під кутом θ до вертикальної осі**

2.8.3. Кінематичні характеристики обертального руху

Обертальним рухом твердого тіла називають такий його рух, за якого всі точки, з яких складається тіло, описують кола, центри яких лежать на прямій, що називається *віссю обертання.*

Розглянемо обертальний рух тіла довільної форми у площині xy навколо осі, що проходить через точку o перпендикулярно до площини (рис. 2.23). Для спрощення вважатимемо вісь обертання нерухомою. Якщо частинка P тіла, що обертається по колу радіусом r, переміщується з точки *1* в точку *2*, радіус-вектор зміщується на кут $\Delta\theta = \theta_2 - \theta_1$, який являє *кутове зміщення.* Тоді *середню кутову швидкість* $\langle\omega\rangle$ визначають так:

$$\langle\omega\rangle = \frac{\theta_2 - \theta_1}{t_2 - t_1} = \frac{\Delta\theta}{\Delta t}. \qquad (2.52)$$

Миттєва кутова швидкість ω – це векторна величина, що дорівнює першій похідній кута обертання тіла за часом:

$$\vec{\omega} = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta \vec{\varphi}}{\Delta t} = \frac{d\vec{\varphi}}{dt}, \quad (2.53)$$

або

$$\omega = |\vec{\omega}| = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta \varphi}{\Delta t} = \frac{d\varphi}{dt}. \quad (2.54)$$

Одиниця вимірювання кутової швидкості – *рад/с* або $1/c$ (оскільки радіан не має розмірності).

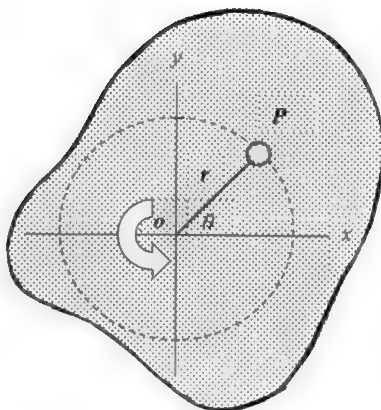


Рис. 2.23. **Обертальний рух тіла довільної форми у площині *xy* навколо осі, що проходить через точку *O* перпендикулярно до площини**:
P – частинка тіла, що обертається по колу радіусом *r*; θ – кут обертання

За аналогією введемо поняття *середнього* та *миттєвого кутового прискорення:*

$$\langle\beta\rangle = \frac{\omega_2 - \omega_1}{t_2 - t_1} = \frac{\Delta \omega}{\Delta t}. \quad (2.55)$$

$$\beta = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta \omega}{\Delta t} = \frac{d\omega}{dt}. \quad (2.56)$$

Одиниця вимірювання кутового прискорення – *рад/с*^{2} або $1/c^2$.
Модуль швидкості поступального руху υ пов´язаний з кутовою швидкістю ω співвідношенням:

$$\upsilon = \omega r, \quad (2.57)$$

де *r* – радіус обертання.

2.8.4. Динамічні характеристики обертального руху

Динамічною характеристикою твердого тіла, що обертається, є *момент інерції* – сума добутків мас *n* матеріальних точок, з яких складається тіло, на квадрат відстані їх від осі обертання:

$$I = \sum_{i=1}^{n} m_i r_i^2 . \quad (2.58)$$

У випадку безперервного розподілу мас ця сума зводиться до інтегралу:

$$I = \int r^2 dm. \qquad (2.59)$$

Наведемо формули моментів інерції деяких однорідних тіл масою *m* відносно осей симетрії, що проходить через центр мас:

- *суцільний циліндр або диск радіусом R* $I = \frac{1}{2} mR^2;$ (2.60)
- *тонкостінний циліндр радіусом R* $I = mR^2;$ (2.61)
- *суцільна сфера радіусом R* $I = \frac{2}{5} mR^2;$ (2.62)
- *тонкий стержень довжиною l* $I = \frac{1}{12} ml^2;$ (2.63)
- *суцільний паралелепіпед довжиною a та шириною b* $I = \frac{1}{12} m(a^2 + b^2).$ (2.64)
- Одиниця вимірювання моменту інерції $– кг \cdot м^2$.

Якщо необхідно визначити момент інерції тіла відносно довільної осі, використовують теорему Штейнера.

Теорема Штейнера – момент інерції тіла I відносно будь-якої осі обертання дорівнює сумі моменту його інерції I_c відносно осі, яка паралельна заданій і проходить через центр мас C тіла, та добутку маси m тіла на квадрат відстані d між осями:

$$I = I_c + md^2. \qquad (2.65)$$

Приклад

Визначити момент інерції суцільного диска масою *m* та радіусом *R*, який обертається відносно осі, що паралельна осі, яка проходить через центр мас диска та знаходиться на відстані *R* від цієї осі.

Розв´язання

Використовуємо вираз (2.65):

$$I = I_c + md^2 = \frac{1}{2} mR^2 + mR^2 = \frac{3}{2} mR^2.$$

Контрольне завдання

Визначити момент інерції суцільної сфери масою *m* та радіусом *R*, якщо вісь обертання змістили на відстань 2*R* відносно осі, що паралельна осі, яка проходить через центр мас сфери.

Кінетична енергія обертання тіла, що обертається, визначається за виразом:

$$E_{об} = \frac{I\omega^2}{2}. \qquad (2.66)$$

Приклад

Двоатомна молекула кисню обертається в площині xy навколо осі z, що проходить через точку O перпендикулярно площині. Відстань між атомами дорівнює $1{,}21\cdot10^{-10}$ м, маса атома кисню – $2{,}66\cdot10^{-26}$ кг, кутова швидкість – $2\cdot10^{12}$ 1/с. Визначити момент інерції та кінетичну енергію обертання молекули кисню.

Розв´язання

Використовуючи формулу (2.57), знаходимо момент інерції молекули кисню:

$$I = \sum_{i=1}^{n} m_i r_i^2 = m(d/2)^2 + m(d/2)^2 = md^2/2 =$$
$$= (2{,}66\cdot10^{-26}\,\text{кг})(1{,}21\cdot10^{-10}\,\text{м})^2 = 1{,}95\cdot10^{-46}\,\text{кг}\cdot\text{м}^2.$$

Кінетичну енергію обертання молекули кисню визначимо за формулою (2.65):

$$E_{об} = \frac{1}{2}\,(1{,}95\cdot10^{-46}\,\text{кг}\cdot\text{м}^2)(2\cdot10^{12}\ 1/\text{с})^2 = 3{,}9\cdot10^{-22}\ \text{Дж}.$$

Моментом $\vec{M}$ *сили* $\vec{F}$ відносно нерухомої точки O називається векторний добуток радіуса-вектора $\vec{r}$, проведеного із точки O в точку прикладання сили $\vec{F}$, на цю силу:

$$\vec{M} = \vec{r} \times \vec{F}. \qquad (2.67)$$

Вектор, який дорівнює геометричній сумі моментів відносно точки O всіх зовнішніх сил, що діють на механічну систему, називається *головним моментом* зовнішніх сил відносно нерухомої точки O.

Модуль моменту сили дорівнює:

$$M = Fr\sin\alpha = Fl, \qquad (2.68)$$

де α – кут між F і r; $r\sin\alpha = l$ – плече сили.

Одиниця вимірювання моменту сили – $H\cdot м$.

4. МЕХАНОБІОЛОГІЯ

Механобіологія – розділ біофізики, який вивчає механізми впливу зовнішніх механічних факторів на живі організми та реакцію організмів на ці фактори (механорецепцію).

4.1. Механорецепція у тварин

Складно побудована система, яка перетворює енергію зовнішнього подразнення у послідовність нервових імпульсів, утворює *сенсорну систему* або *аналізатор* (застарілий термін – *орган чуттів*). Сенсорна система складається з рецептора, доцентрового путі та мозку. Фактори, які збуджують сенсорні враження певної якості, називають *стимулами.* Клітини сенсорної системи, які спроможні реагувати на стимули, називають *рецепторами*.

Механорецептори – це спеціалізовані чутливі утворення, що призначені для трансформації механічного стимулу в активність нервової клітини, яка призводить до поширення нервового імпульсу.

Механорецептори здатні реагувати на різноманітні механічні стимули і здійснювати: 1) *тактильну чутливість* (сприймання тиску, зміни тиску, дотику, вібрацій); 2) *вестибулорецепцію* (підтримання рівноваги); 3) *інтерорецепцію* (координацію руху окремих частин організму).

4.1.1. Механорецептори шкіри

У шкірі знаходиться велика кількість механорецепторів. Якщо шкіра покрита волоссям, для неї характерні вільні нервові закінчення, диски Меркеля, нервові закінчення навколо волосяних сумок. У шкірі, позбавленої волосяного покриву, механорецепторами є вільні нервові закінчення, диски Меркеля, тільця Мейснера і Пачіні. В підсосочковому шарі дерми можна знайти колби Краузе; в глибині дерми зустрічаються тільця Руфіні. Основні типи механорецепторів шкіри наведено на рис.4.1.

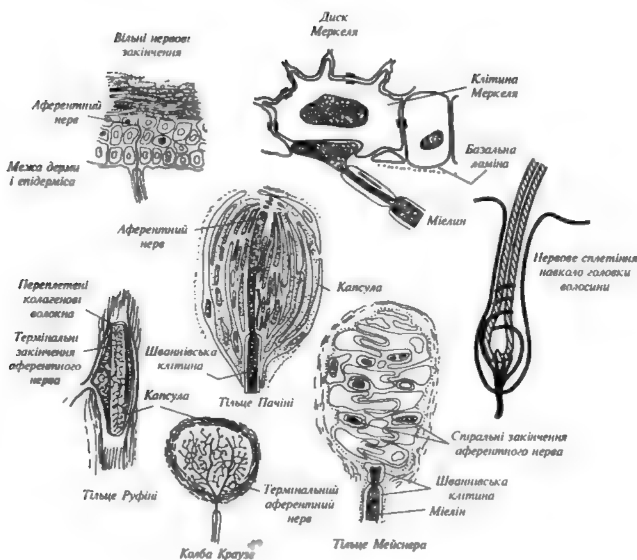


Рис.4.1.**Типи механорецепторів**

Вільні нервові закінчення є найбільш поширені рецептори шкіри; вони входять у систему розвиненої мережі нервових волокон, розташованих у поверхневих структурах дерми. Вільні нервові закінчення часто розгалужуються і можуть займати велику площу.

Диски Меркеля знаходяться в нижній частині епідермісу. Волокна, що відходять від декількох дисків Меркеля, можуть об'єднуватися в єдине волокно, утворюючи єдину *тактильну корпускулу* (тактильний – такий, що сприймається дотиком) діаметром 100–500 мкм, яка височіє над поверхнею шкіри. Кожна клітина Меркеля з'єднується з термінальним (кінцевим) диском аферентного (чутливого) нервового волокна, яке проводить імпульси від периферії до центральної нервової системи. Кількість дисків Меркеля в одній корпускулі може досягати 30–50. Цей тип механорецепторів можна зустріти, наприклад, на губах тварин.

Нервові закінчення навколо волосся являють собою немієлінізовані (тобто без мієлінових оболонок, що складаються з суміші ліпоїдних та білкових речовин) нервові волокна, які густо

обплітають структури волосяної сумки. Кожний волос оточений декількома волокнами; в той же час, одне й те ж саме волокно може обплітати велику кількість волосся. Наприклад, у вусі кроля одне волокно охоплює біля 300 волосяних фолікулів на площі 1 см^2. У тварин у волосяному покриві зустрічаються чутливі волоски – *вібриси*, які локалізуються навкруг ротового отвору. Кожна вібриса може бути оточена більш ніж 100 волокнами, що забезпечує її високу чутливість.

Тільця Мейснера виявляються в шкірі, що позбавлена волосяного покриву. Вони знаходяться в сосочковому шарі дерми і мають конусоподібну або еліпсоподібну форму. Довжина тілець Мейснера становить 90–120 мкм. Зовні кожне тільце покрито тонкою капсулою (оболонкою), яка тісно зв'язана з оточуючими тканинами.

Тільця Пачіні являють собою інкапсульовані закінчення в шкірі розмірами 4–5 мм завдовжки і 1–2 мм завширшки (інкапсуляція – процес утворення оболонки). Розташовані в нижніх шарах дерми і в підшкіряній жировій клітковині. Складаються з зовнішньої капсули, внутрішньої колби і неміелінізованого нервового закінчення, яке зв'язане з м'якотним нервовим волокном. Кожне тільце Пачіні обплетене товстими м'якотними волокнами.

Колби Краузе знаходяться в підсосочковому шарі дерми і являють собою сферичні утворення, покриті капсулою. Внутрішнє середовище пронизане розгалуженою мережею закінчень аферентного нерва.

Тільці Руфіні мають веретеноподібну форму і оточені капсулою. Діаметр рецептора досягає 150 мкм. Основа кожного тільця Руфіні – складно переплетені колагенові волокна, які зв'язані з численними розгалуженнями аферентного нервового волокна.

Згідно з найпростішою гіпотезою про механорецепторне перетворення, стимулом, що безпосередньо впливає на механорецептор, є розтяг або деформація поверхневої клітинної мембрани, які призводять до зміни проникності іон-селективних каналів.

4.1.2. Вестибулорецепція

Вестибулорецепція – це сприймання зміни швидкості та напряму переміщення тіла у просторі за допомогою *вестибулорецепторів* – волоскових клітин перетинчастого лабірінту внутрішнього вуха. Цей тип рецепції реалізується за допомогою *вестибулярного апарату*, який складається з *переддвер'я* і трьох

напівкруглих каналів, розташованих у взаємоперпендикулярних площинах (рис.4.2).

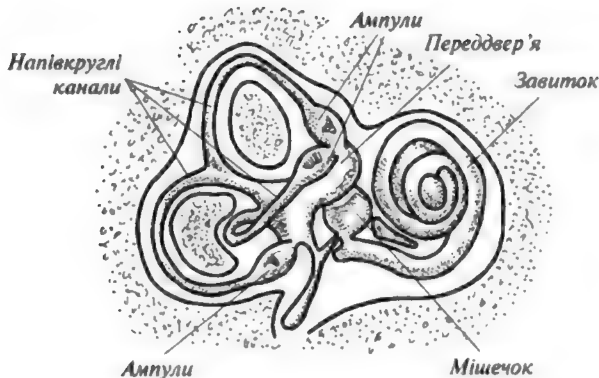


Рис.4.2. **Вестибулярний апарат**

У порожнині переддвер'я знаходяться рецепторні клітини з волосками, що занурені в желеподібну масу, яка містить кристали карбонату кальцію – так звані *отоліти*. Якщо голова тварини нахиляється, напівкруглі канали набувають прискорення, тоді як ендолімфа прямує залишитися на місці через силу інерції. Внаслідок цього отоліти зміщуються і згинають волоски, що призводить до збудження нервових клітин, які пов'язані з рецепторними клітинами, і передачі інформації до мозку про положення голови або тіла у просторі (рис.4.3).

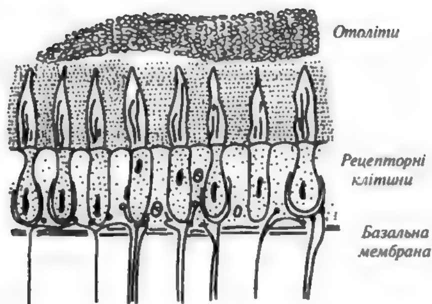


Рис. 4.3. **Вміст порожнини переддвер'я**

Обидва внутрішніх вуха являють собою *білатеральну* (двобічну) рецепторну систему: якщо під час обертання голови ліві напівкруглі канали набувають прискорення, то праві канали набувають сповільнення. У мозку тварини відбувається порівняння і аналіз частоти посилання біопотенціалів, які поступають з обох систем.

4.1.3. Інтерорецепція

Рецептори, локалізовані в серцево-судинній системі та внутрішніх органах, які здатні сприймати подразники різної природи, називаються *інтерорецепторами*. Інтерорецептори поділяються на пропріорецептори та вісцеральні рецептори.

Пропріорецептори сигналізують про відносне положення різних частин тіла. Представлені ці типи механорецепторів *м'язовими веретенами* і *сухожильними органами Гольджі*.

М'язові веретена орієнтовані паралельно скелетним м'язам і пов'язані з сухожиллями (рис.4.4); вони надають інформацію про *довжину м'яза*.

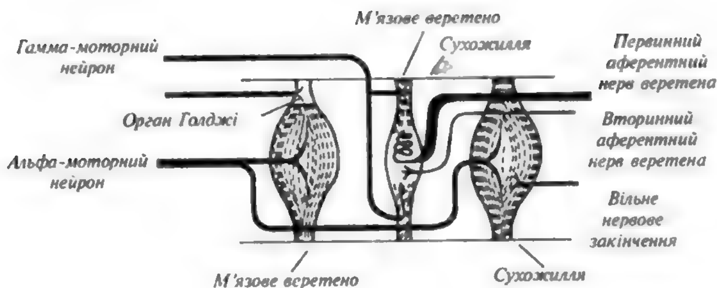


Рис.4.4. **М'язове веретено**

М'язове веретено являє собою інкапсуловану групу тонких і спеціалізованих м'язових ниток . Оскільки капсула, де знаходяться ці нитки, має веретеноподібну форму, ці нитки називають *внутрішньоверетенними*. Вони пов'язані з сухожиллями; причому, кінці цих ниток містять скоротливі білки, тоді як середня частина позбавлена їх. Аферентний нерв м'язового веретена знаходиться

саме в середній частині веретена. Полярні кінці цього веретена мають власні рухливі нерви, які називаються *гама-рухливими нейронами* (на відміну від *альфа-рухливих нейронів*, що зв'язані з м'язовими волокнами. Під час скорочення або видовження скелетного м'яза змінюється довжина середньої частини веретена, що призводить до виникнення біопотенціалів, частота яких залежить від рівня зміни довжини середньої частини.

Сухожильний орган Гольджі являє собою тонку капсулу усередині сухожилля, яке зв'язує 15-20 м'язових волокон (рис.4.5).

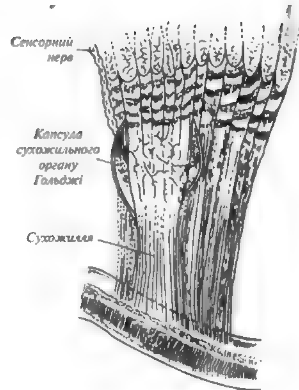


Рис.4.5.
Сухожильний орган Гольджі

Кожний орган має аферентний нерв, який посилає потенціали в центральну нервову систему під час скорочення м'яза. Орган Гольджі реагує на *механічну напругу*, що виникає в сухожиллі. Частота посилання потенціалів пропорційна напрузі, що виникає в сухожиллі.

Вісцеральні рецептори постачають інформацію про рух або стан внутрішніх органів (шлунка, кишечника, січового міхура), а також сигналізують про стан внутрішнього середовища, з яким пов'язані відчуття голоду (рівень цукру в крові) або спраги (підвищення осмотичного тиску в плазмі крові).

Таким чином, всі механорецептори відрізняються не тільки будовою, але й здатністю реагувати на різні механічні стимули – дотик, тиск, зміну тиску, стиск, вигин, розтяг, лінійне або обертальне прискорення, зміну довжини м'язів або механічної напруги, що виникають в м'язах.

4.1.4. Механорецепція у риб

Сприймання рибами зовнішніх механічних факторів та реакція на них здійснюється за допомогою особливих структур, а саме: ампул Лоренціні, пухирців Саві та власне сейсмосенсорних органів (каналів, борозенок), які містять рецепторні елементи - *невромасти* або *сейсмосенсорні пупки*. До застарілих належать терміни "бокова лінія", "органи бокової лінії".

Вздовж тіла більшої кількості риб, а також в області голови, розташована сейсмосенсорна система, яка являє собою послідовність каналів, відкритих через певний проміжок для води. Складаються ці канали з в'язких, желатинових конусоподібних структур (*cupulae*), які містять волоски, пов'язані з чутливими клітинами (*neuromasts*). До кожної такої клітини підходить нервове закінчення (рис.4.6).

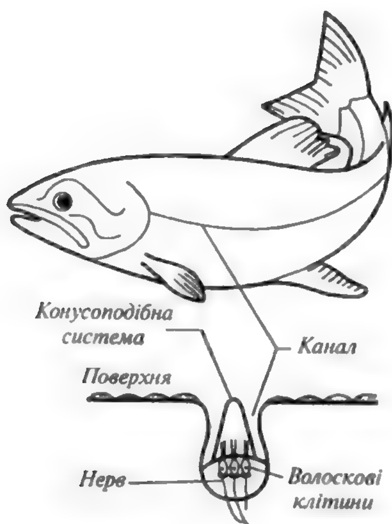


Рис.4.6. **Будова каналу сейсмосенсорнеої системи риб**

Потік води, що рухається, викликає деформацію волосків, що сприяє утворенню електричних потенціалів та їх передачі у нервову систему. Такі сейсмосенсорні системи, які спроможні реагувати на мінімальні зміщення води, забезпечують інформацією щодо напрямку руху водних потоків та наявності турбулентних течій, викликаних присутніми у водному середовищі членів зграї або ворогів.

4.1.5. Механорецепція у бджіл

Механорецептори бджоли реагують на механічні деформації певної своєї частини під час дотику або контакту з твердим субстратом, впливу потоку повітря, або виступають як пропріорецептор, що реагує на деформації або напруги м'язів та зовнішнього скелета.

Розміщені механорецептори бджоли на вусиках, ротових придатках, кінцівках, поверхні черевця. Чутливими елементами механорецепторів є сенсили, а саме: *sensilla trichodea, s.scolophora, s.campaniformia, s.schaetica*.

Трихоїдні сенсили (*s.trichodea*), які виконують функції *рецепторів дотику*, складаються з двох частин – спеціалізованого утворення (волоска) і нервового закінчення, яке знаходиться в контакті з цим утворенням (рис.4.7).

Подразнення волоска передається розташованій біля його основи нервовій клітині і через її відростки попадає у центральну нервову систему. Розміщені трихоїдні сенсили по всьому тілу бджоли. За допомогою тих сенсил, що розташовані на антенах, бджола має можливість виявляти і аналізувати мікрорельєфи на поверхні квітів. Розміри сенсили (близько 10 мкм) сумірні з розмірами цих мікрорельєфів, які можуть трошки змінюватися від края квітки до центру; аналіз цих змін надає інформацію відносно розташування нектару.

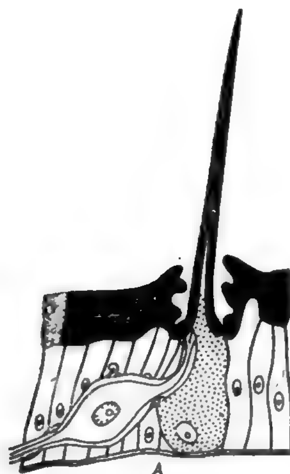


Рис.4.7.**Трихоїдна сенсила як рецептор дотику**

Трихоїдні сенсили, розміщені у місці зчленування голови та грудей, виконують також функції *гравірецепторів.*

Тиск голови на груди залежить від положення голови бджоли відносно тіла; реєструючи рівень тиску за допомогою волосків, бджола здатна контролювати положення у просторі свого тіла, а також вимірювати кути шестикутних чарунок при їх побудові. При побудові шестикутних чарунок (саме шестикутники мають найменший периметр і при тій самій місткості порівняно з чарунками іншої форми зумовлюють найменшу кількість будівельного матеріалу) бджоли вимірюють кути за допомогою особливих органів чуттів, розміщених у місці зчленування голови та грудей (рис.4.8). У звичайному стані голова опирається на два хітинових виступи грудей вище

центра маси (рис.4.8,*а*). При вертикальному розміщенні бджоли головою догори нижня її частина тисне на груди (рис.4.8,*б*), причому чутливі волоски *В* сприймають цей тиск; при розміщенні головою донизу ситуація змінюється (рис.4.8,*в*).

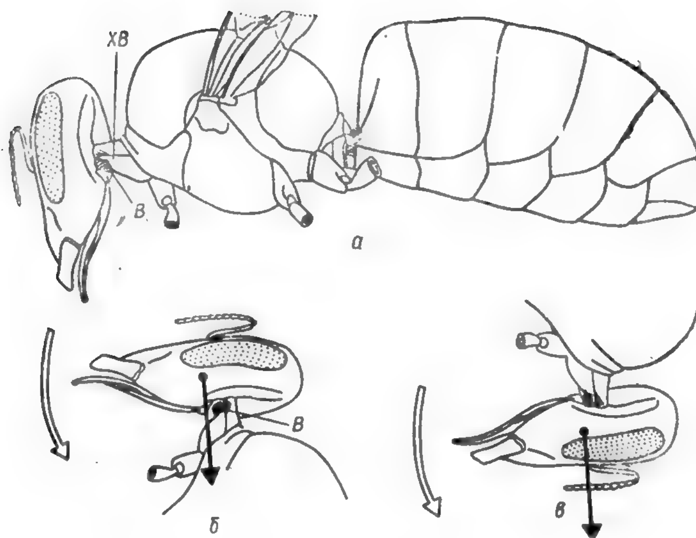


Рис. 4.8. **Орган рівноваги бджоли в місці з'єднання голови та груді.** Голова спирається на хітинові виступи передгруддя (ХВ на рис.4.8, *а*). Щоб їх було краще видно, голова відтягнута дещо вперед. Оскільки її центр тяжіння (верхній кінець стрілки на рис.4.8,*б* та *в*) лежить глибше, при положенні тіла головою уверх голова під дією сили тяжіння відхиляється вперед (*б*), а при положенні головою вниз – назад (*в*). У результаті цього чутливі волоски *В*, які стикаються з головою, збуджуються. Такий самий орган чуття розміщений між грудьми і черевцем (Lindauer and Nedel, 1959)

Таким чином, реєструючи рівень тиску голови на груди за допомогою волосків, бджола здатна контролювати положення у просторі свого тіла та стільників.

Реакція бджоли на механічні напруги та деформації відбувається завдяки сенсилам, що розташовані на голові та кінцівках (*s.scolopophora*), а також на гострому кінці жала (*s.campaniformia*). На відміну від трихоїдних ці сенсили

спеціалізуються як *пропріорецептори пружних деформацій* кутикули. Розміщені по лініях деформацій, вони передають сигнали щодо інтенсивності та напрямку вигинів кутикули. Морфологічно вони відрізняються від трихоїдних сенсил, бо позбавлені волоска, який перетворений у невеликий овальний ковпачок, до якого підходить колоколоподібний кінцевий відросток чутливої клітини. Колоколоподібні сенсили у робочої бджоли знаходяться на крилах (кількість їх становить 1510), кінцівках (450), жалі (100); у маток - на крилах (1310) і кінцівках (450); у трутнів - на крилах (1998) і кінцівках (606). Зміна натягу кутикули біля сенсили викликає або зменшення, або збільшення кривизни кутикулярного купола.

Медоносна бджола спроможна оцінювати швидкість потоків повітря та їх напрямок під час польоту завдяки чутливим волоскам, які діють як *аеродинамічні датчики*. Розташовані ці волоски на складних очах бджоли (рис.4.9), на деяких ділянках голови та крилах.

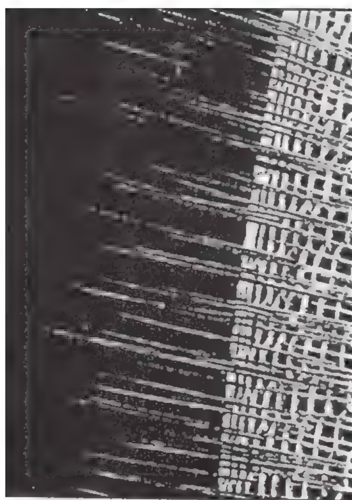


Рис.4.9. **Фрагмент складного ока бджоли: між фасетками розміщені чутливі волоски, що діють як рецептори повітряних потоків**

Оцінка швидкості руху відносно земної поверхні відбувається візуально, за рахунок фоторецепторів. Затрати енергії під час польоту дозволяють бджолі мати уявлення про відстань польоту. Крім того, бджола отримує інформацію через *рецептори тиску*, які знаходяться на стінках медового мішка: тиск зменшується, якщо мішок спорожнюється.

Реакція бджоли на *вібрації субстрата*, на поверхні якого вона знаходиться, відбувається за рахунок спеціалізованих органів (*s.scolopophora*), розміщених у верхніх частинах гомілок передніх кінцівок. Чутливі елементи цих органів (сколопідії) спроможні реєструвати коливання субстрату. Саме ці рецептори використовуються під час спілкування бджіл у замкненому просторі вулика.

Ще одна спеціалізована форма механорецепторів – *Джонстонів орган* (*s.schaetica*), який знаходиться на другому членику антени. Стимуляція цього органа відбувається під час обмацування антенами різних предметів та руху бджоли у повітрі.

4.1.6. Тигмонастичні рухи рослин

Настичні рухи виникають у відповідь на будь-які зовнішні фактори – дотик, пошкодження, механічну вібрацію, світло, хімічні речовини, на які рослина реагує швидкими рухами. Напрямок настичних рухів не залежить від напрямку стимулу.

Тигмонастичними називаються рухи, що викликаються дотиком. Особливу категорію складають швидкі настичні рухи – *сейсмонастії*, що виникають від легкого удару або струсу. Їх механізм пов'язаний з миттєвим викликаним потенціалом дії, збільшенням проникності мембран і втратою здатності клітин листових зчленувань утримувати осмотично активні речовини і воду, в результаті чого різко падає тургор. Такі рухи характерні, наприклад, для добре відомої рослини мімоза сором'язлива (*Mimosa pudica),* яка згортає листки у відповідь на дотик (Рис.4.10).



Рис. 4.10.**Тигмонастичні рухи *Leucaena*** (рід квіткових рослин, підродина мімозових, сім'я бобових)

Реакція відбувається надзвичайно швидко, через всього 0,1 с. При цьому роздратування поширюється зі швидкістю 40-50 см/с. Такі швидкі рухи у мімози можуть бути використані для захисту проти комах та інших тварин, протидії суховіям з метою збереження води у посушливих районах, де вона мешкає. Зовнішній механічний стимул, що сприймається сенсорними клітинами черешка, перетворюється в електричний сигнал, який швидко поширюється по тканині, доки не досягне локомоторних клітин листкової подушечки поблизу основи листка, які негайно змінюють свій об'єм. Мабуть, рух органів у мімози визначається зміною тургорного тиску в цих клітинах. Зміна об’єму клітин призводить до виділення з них іонів калію та танінoподібних речовин з клітини.

До рослин, що рухають листками у відповідь на дотик, можна віднести також *Mimosa nuttallii*, *Codariocalyx motorius*, *Chamaecrista fasciculata*, *Chamaecrista nictitans*, *Schrankia roemeriana*, *Neptunia lutea.*

Тигмонастичними можна вважати й рухи, які демонструють у відповідь на дотик комахоїдні рослини – наприклад, венерина мухоловка *Dionaea muscipula.* Вона отримує свою здобич, головним чином комах та павукоподібних, за рахунок захоплення жертви структурою, що утворюється кінцевою частиною кожного з листків рослини та ініціюється крихітними волосками на їх внутрішніх поверхнях. Коли комаха або павук повзе вздовж листка, відбувається контакт з волосками, через що пастка закривається. Вважається, що швидке закривання листків рослини пов’язане з незворотним розтягуванням клітин та зміною підкислення клітинних стінок [Рейвн и др., 1990].

Рослина-телеграф або, інакше, танцююча рослина *Codariocalyx motorius (або Desmodium* gyrans) належить до сімейства бобових. Це одна з кількох існуючих в природі рослин, здатних здійснювати швидкі рухи. Причому ці рухи – листові, і можуть бути викликані найрізноманітнішими факторами, в тому числі дотиком.

Росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia*) оснащена листками, які зверху усаджені клейкими яскраво-червоними залозистими волосками з головчастими потовщеннями на вершечку, що виділяють прозорі й блискучі, як роса, крапельки клейкого слизу (тому рослина й називається росичкою). Клейка рідина служить для захоплювання й перетравлювання комах

Пухирчатка звичайна (*Utriculária vulgáris*) – водна рослина, листя якої розсічені на вузькі частки, де розташовані маленькі овальні ловчі бульбашки з повітрям. Ловить дрібних комах, ракоподібних, водорості.

Альдрованда пухирчаста (*Aldrovanda vesiculosa*) теж відноситься до комахоїдних рослин. При подразненні ніжних волосків, що знаходяться на поверхні листка, останній складається вздовж, при цьому краї знаходяться один над іншим. Дрібні водяні личинки і ракоподібні, які трапляються в цю пастку, перетравлюються рослиною.

До тигмонастичних рухів слід віднести й *закручування вусиків*, за допомогою яких деякі рослини (*PassijJora coerulea, Pisum sativum)* здатні підтримувати себе у просторі. Вусики під час свого росту виконують кругові рухи з тим, щоб збільшити ймовірність контакту з потенційною опорою, внаслідок чого вони змінюють швидкість та напрямок росту так, щоб зачепитися за опору та підтягнути рослину. Якщо погладити нижню сторону вусика гороху *Pisum sativum* скляною паличкою, клітини нижньої сторони починають стискуватися, а клітини верхньої – розтягуватися, після чого всі клітини розтягуються, але клітини верхньої сторони розтягуються швидше. Очевидно, в регуляції зміни розмірів клітин беруть участь такі гормони, як ауксин, що стимулює ріст, та етилен, який збільшує проникність мембрани; збільшення етилену в клітинах нижньої сторони супроводжується втратою розчинених речовин з вакуолі, що викликає стискування клітин.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Що таке механорецептор?
2. На які механічні стимули реагують механорецептори?
3. Назвати механорецептори шкіри.
4. Пояснити, як діє вестибулорецептор.
5. З чого складається м’язове веретено? сухожильний орган Гольджі?
6. В чому полягають функції вісцеральних рецепторів?
7. Які структури риб відповідають за механорецепцію?
8. Як реагує бджола на механічні стимули?
9. Чим відрізняються настичні, тигмонастичні та сейсмонастичні рухи рослин?

3. БІОМЕХАНІКА

Біомеханіка – розділ біофізики, який вивчає механічні властивості тканин, органів та організму в цілому, а також явища, пов'язані з рухом тварин, роботою окремих органів і систем.

3.1. Механічні властивості біологічних об'єктів

Всі біологічні об'єкти характеризуються геометричними розмірами L, площею поверхні S та об'ємом V. Якщо перехід невеликих живих організмів до великих супроводжується пропорційною зміною параметрів L, S та V, то можна стверджувати про *ізометрію* цих організмів [Шмідт-Нієльсон, 1987]. У цьому разі відбувається лінійна залежність фізіологічних параметрів y від механічних x, а саме $y = kx$ (де k – константа). У реальній ситуації організми не ізометричні, а алометричні (від грецьк. alloios – різний). Кореляція різних фізіологічних параметрів організму із степеневою функцією його механічних характеристик одержала назву *алометрії*.

Цю кореляційну залежність можна описати алометричним рівнянням типу $y = ax^b$, де y — фізіологічний параметр; x — механічна характеристика; a та b — константи. Приклади алометричних співвідношень наведено на рис. 3.1.

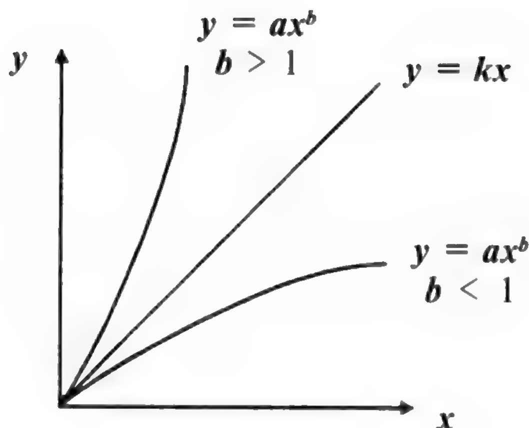


Рис. 3.1. **Алометричні співвідношення між фізіологічними y і механічними x параметрами для двох значень коефіцієнта b ($b > 1$ і $b < 1$)**

Наприклад, маса тіла найменшого птаха (колібрі) становить $M_{тк}$= 2 г, а найбільшого (страуса нанду) – $M_{тс}$= 100 кг. Маса яйця квочки колібрі становить $M_{як}$ = 0,3 г. Якщо використати ізометрічне співвідношення для визначення маси яйця квочки страуса, то ця маса становитиме 15 кг, що нереально. Реальний зв'язок між масою яйця і масою тіла птиці описується алометрічним рівнянням $M_я = 0{,}277 \cdot M_т^{0{,}770}$.

Розглянемо приклади використання алометричних рівнянь із точки зору аналізу взаємозв'язку різних механічних характеристик біологічних об'єктів.

Одним із таких об'єктів є яйце птиці. Механічні властивості яйця визначаються потребою в забезпеченні достатньої міцності шкаралупи (для забезпечення захисту та безпеки ембріона) і в той же час крихкості (щоб пташеня могло вийти із шкаралупи). Крім того, шкаралупа яйця повинна забезпечувати необхідний газовий обмін (пропускати кисень всередину, а двоокис вуглецю – назовні) і запобігати висиханню вмісту.

Маса яєць різної птиці варіює у широких межах – від 0,3 г у колібрі до 100 г у страуса. Типові показники маси курячого яйця становлять близько 60 г у момент знесення та близько 50 г при вилуплюванні курчати. За даними Шмідт-Нієльсона (1987), за цей період яйце поглинає 6 л кисню, виділяє 4,5 л двоокису вуглецю, втрачає близько 9 г води. Такий газовий режим забезпечують 10 тис. пор у шкаралупі, діаметр кожної з яких становить близько 17 мкм. Загальна площа пор у шкаралупі яйця становите 2,3 мм^2 при загальній площі поверхні курячого яйця 70 см^2.

Алометричні співвідношення дають можливість встановити зв'язок між масою яйця $M_я$ і масою тіла птиці M_T (Rahn H., Ar A., 1974):

$$M_я = 0{,}277 M_T^{\,0{,}770}. \quad (3.1)$$

Довжина L_n та площа S_n пор пов'язані з масою яйця $M_я$ співвідношеннями (Ar A. et al., 1974):

$$L_n = 5{,}126 \cdot 10^{-2} M_я^{\,0{,}456}\,; \quad (3.2)$$

$$S_n = 9{,}2 \cdot 10^{-3} M_я^{\,0{,}236}. \quad (3.3)$$

Зміст зазначених співвідношень визначається практичними потребами: незважаючи на 30-тисячну різницю у розмірах яєць, довжина та площа пор так відносяться одна до одної, що забезпечують нормальне функціонування яйця. Із збільшенням його розмірів прискорюється проходження газів. За даними К. Шмідт-Ніельсона (1987), збільшення маси яйця у 10 разів зумовлює відповідне збільшення довжини пор (згідно з рівнянням 2) у $10^{0,456}$ = 2,86 раза та площі пор (відповідно до рівняння 3) у $10^{1,236}$= 17,2 раза. Згідно з цим обмін газів у яйці більшого розміру збільшується пропорційно потребам зародка, який розвивається.

Можна навести також алометричні співвідношення, що зв'язують масу шкаралупи $M_ш$ із масою яйця $M_я$ (Paganelli et al., 1974):

$$M_ш = 0{,}0482 M_я^{\ 1{,}132}. \qquad (3.\ 4)$$

За аналізом цього виразу, у найменшого яйця (колібрі) шкаралупа повинна становити близько 4 % маси яйця, а у найбільшого (страуса) – 12 % від маси яйця. Таке трикратне збільшення маси шкаралупи пов'язане з її потовщенням.

Сила F, що руйнує яйце, пов'язана з масою яйця $M_я$ виразом [Ar et al., 1979]:

$$F = 50{,}86 M_я^{\ 0{,}916}. \qquad (3.5)$$

Отже, міцність яйця підвищується із збільшенням його розмірів. Дійсно, площа поперечного перерізу шкаралупи Sin пропорціональна квадратові товщини шкаралупи.

Аналогічні відношення спостерігаються між енергетичним обміном і зменшенням розмірів тіла тварин, висотою, діаметром і фітомасою у рослин тощо.

Приклад

Відношення маси мозку у ссавців до маси тіла описується алометричним рівнянням:

$$M_{мозку} = 0{,}01 \cdot M_m^{\ 0{,}70}.$$

Визначити масу мозку тварини з масою тіла 2 кг.

Розв'язання

Підставляємо числові дані у останнє рівняння:

$$M_{мозку} = 0{,}01 \cdot M_m^{\ 0{,}70}.$$

Логарифмуємо останній вираз:

$lgM_{мозку} = lg0,01 + 0,70lg2 = -2 + 0.70 \cdot 0,301 = -1,7893.$

Звідки $M_{мозку} = 0,016$ кг.

Відповідь: $M_{мозку} = 0,016$ кг.

Контрольне завдання

Маса кістяка $M_к$ риб пов'язана з масою тіла $M_т$ таким алометричним рівнянням (маса виражена у грамах):

$$M_к = 0,033M_т^{1,03}.$$

Знайти масу кістяка щуки, якщо маса тіла становить 120 г.

Відповідь: $M_к = 4,57$ г.

Приклад

Визначити, у скільки разів відрізняється інтенсивність метаболізму в яйці курки порівняно з яйцем нанду (південноамериканського страусоподібного птаха), якщо вважати, що швидкість проходження газів прямо пропорційна загальній площині пор в яйці і обернено пропорційна довжині цих пор. Алометричні співвідношення мають вигляд:

$$L_{пор} = 5,126 \cdot 10^{-2} M_я^{0,456};$$

$$S_{пор} = 9,2 \cdot 10^{-3} M_я^{1,236}.$$

Маса яйця курки становить 60 г, маса яйця нанду - 600 г.

Розв'язання

Прологарифмуємо алометричні рівняння :

$$\lg L_{пор} = \lg(5,126 \cdot 10^{-2}) + 0,456 \cdot \lg M_я;$$

$$\lg S_{пор} = \lg(9,2 \cdot 10^{-3}) + 1,236 \cdot \lg M_я.$$

Підставляємо числові значення для курячого яйця:

$$\lg L_{пор} = \lg(5,126 \cdot 10^{-2}) + 0,456 \cdot \lg 60 = \lg 5,126 - 2 \cdot \lg 10 + 0,456 \cdot \lg 60 =$$

$$= 0,7098 - 2 + 0,456 \cdot 1,7781 = 0,7098 - 2 + 0,8108 = -0,4794;$$

$L_{пор} = 0,3316$ мм.

$$\lg S_{пор} = \lg(9,2 \cdot 10^{-3}) + 1,236 \cdot \lg 60 = \lg 9,2 - 3 \cdot \lg 10 + 1,236 \cdot \lg 60 =$$

$$= 0,9638 - 3 + 1,236 \cdot 1,7781 = 0,9638 - 3 + 2,1977 = 0,1615;$$

$S_{пор} = 1,4504$ мм^2.

Для яйця нанду:

$$\lg L_{пор} = \lg(5{,}126 \cdot 10^{-2}) + 0{,}456 \cdot \lg 600 = \lg 5{,}126 - 2 \cdot \lg 10 + 0{,}456 \cdot \lg 600 =$$
$$= 0{,}7098 - 2 + 0{,}456 \cdot 2{,}7781 = 0{,}7098 - 2 + 1{,}2668 = -0{,}0234;$$
$$L_{пор} = 0{,}9475 \text{ мм};$$
$$S_{пор} = \lg(9{,}2 \cdot 10^{\ 3}) + 1{,}236 \cdot \lg 600 = \lg 9{,}2 - 3 \cdot \lg 10 + 1{,}236 \cdot \lg 600 =$$
$$= 0{,}9638 - 3 + 1{,}236 \cdot 2{,}7781 = 0{,}9638 - 3 + 3{,}4337 = 1{,}3972;$$
$$S_{пор} = 24{,}9557 \text{ мм}^2.$$

Визначаємо відношення $(L_{пор})_н/(L_{пор})_к$ і $(S_{пор})_н/(S_{пор})_к$:

$$(L_{пор})_н/(L_{пор})_к = 0{,}9475/0{,}3316 = 2{,}86;$$
$$(S_{пор})_н/(S_{пор})_к = 24{,}9557/1{,}4504 = 17{,}21.$$

Контрольне завдання

Рівняння проникненості для водяної пари крізь шкаралупу має такий вигляд:

$$G(H_2O) = 0{,}432 \cdot M_я^{0{,}780}.$$

Використовуючи дані попередньої задачі, визначити відношення $G(H_2O)_н/G(H_2O)_к$. Проаналізувати, як впливає на інтенсивність випаровування збільшення маси яйця.

Відповідь: ~ 6.

3.2. Опорно-руховий апарат тварин

Основне призначення опорно-рухового апарата сільськогосподарських тварин – забезпечення динамічних переміщень тіла або окремих його частин у просторі та зберігання під час спокійного стояння статичної рівноваги. Основними елементами опорно-рухового апарата тварин є кістки, м'язи, суглоби, сухожилля та зв'язки. Кістки, зв'язані одна з одною у рухомі ланки, утворюють кінематичні ланцюги. Окремі ланки такого ланцюга можна розглядати як найпростіший механізм – важіль. Точкою опори, навколо якої відбувається обертання важеля, є суглоб. Рух кісток, які утворюють важіль, забезпечується м'язами. Скорочуючись, вони змінюють положення кісток, до яких вони прикріплені. Основою опорно-рухового апарату тварин та його несучою конструкцією є скелет. Таким чином, опорно-руховий апарат тварин складається з кісток – міцних матеріалів, виконуючих пасивні функції у процесі руху тіла, та м'язів, які є активним елементом опорно-рухового апарату.

Тварина бере участь у різноманітних типах рухів – поступальному (рух тіла в цілому), обертальному (рух зчленувань),

коливальному (рух окремих частин тіла і внутрішніх органів), хвилеподібному (рух хребта).

Основними елементами рухового апарата тварин є кістки, м'язи, суглоби, сухожилля та зв'язки.

Кістки, зв'язані одна з одною у рухомі ланки, утворюють кінематичні ланцюги. Окремі ланки такого ланцюга можна розглядати як найпростіший механізм – важіль. Точкою опори, навколо якої відбувається обертання важеля, є суглоб. Рух кісток, які утворюють важіль, забезпечується м'язами. Скорочуючись, м'язи змінюють положення кісток, до яких вони прикріплені.

У процесі руху тварини виникає необхідність пом'якшувати поштовхи; роль амортизатора при цьому відіграє сухожильно-мускульний апарат. Розглянемо як приклад амортизуючі властивості путового суглоба коня [Гиммельрейх, 1979]. Силу навантаження на кінцівку, що йде вздовж п'ясної кістки у путовому суглобі, можна розкласти на силу *P*, яка сприймається кістками пальця, та силу P_1, що перерозгинає путовий суглоб та поглинається розтягненням сухожильно-мускульного апарата (рис.3.2). Збільшення довжини пальця підсилює навантаження на сухожильно-мускульний апарат.

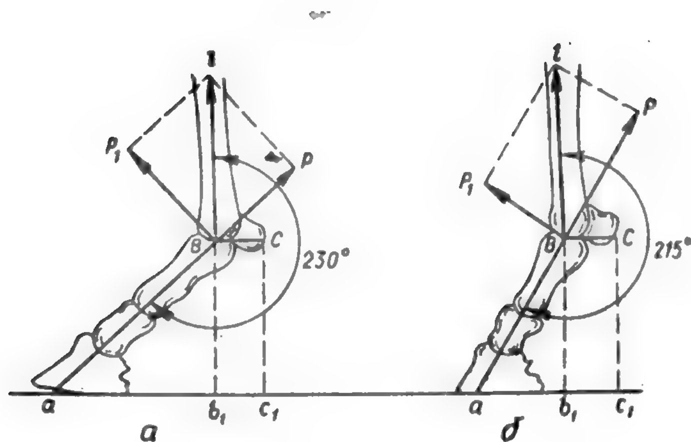


Рис.3.2.. **Розподіл сили поштовху в путовому суглобі при наступанні кінцівки на грунт:** ***а*** **– при куті 230 ^{0};** ***в*** **– при куті 215** ^{0} [Гиммельрейх, 1979].

У коней з довгим пальцем хода м'якша, поштовхи відчуваються вершником менше, проте кінь швидше стомлюється; у коня з коротким пальцем поштовхи відчуваються сильніше, але такий кінь витриваліший.

3.3. М'язи хребетних тварин

М'язи, маса яких становить від 40 до 50% загальної маси тіла тварини, являють собою тканини, які характеризуються здатністю скорочуватися, тобто змінювати свою довжину і викликати відповідні зміни просторового положення всього тіла і його частин.

У хребетних тварин є три типи м'язових тканин – *скелетні* (або *поперечно-посмуговані*), *серцеві* та *гладенькі.* Скелетні м'язи беруть участь у роботі опорно-рухового апарату; серцеві м'язи (міокард) пов'язані з роботою серця; гладенькі м'язи утворюють стінки внутрішніх органів (кишок, кровоносних судин, стравоходу). Скелетний м'яз складається з центральної тканини, яка спроможна скорочуватися, та двох сухожиль. Одне з них прикріплено до кістки, яка рухається, а друге – до опорної кістки. Тканина скелетного м'яза утворюється з *м'язових волокон* – багатоядерних клітин циліндричної форми діаметром 20-80 мкм і завдовжки від декількох міліметрів до десятків сантиметрів, які оточені оболонкою – *сарколемою.* Кожне м'язове волокно містить від кількох сот до кількох тисяч *міофібріл* діаметром 1–2 мкм, які складаються з *протофібріл* – товстих (білок *міозин*) і тонких (білок *актин*) нитокякі утворюють гекагональну структуру в перерізі (рис.3.3).

Довжина міозинових ниток –1,6 мкм, актинових – 1 мкм; діаметр міозинових ниток – 16 нм, актинових – 8 нм. Товсті міозинові нитки обладнані *поперечними містками.* Будова скелетного м'яза наведена на рис.3.4.

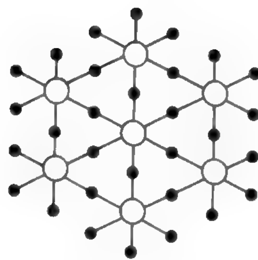


Рис. 3.3. **Впорядкована побудова товстих (світлі кола) і тонких (зачернені кола) ниток в поперечному перерізі саркомера**

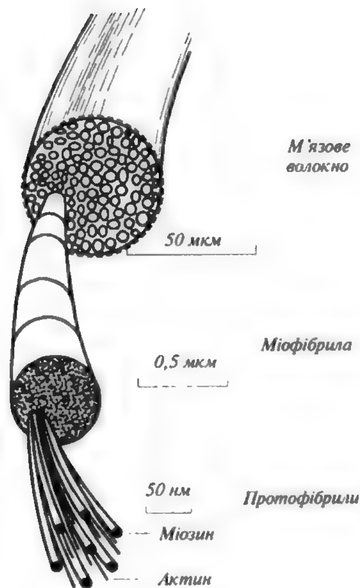


Рис. 3.4. **Будова скелетного м'яза**

Результати електроної мікроскопії свідчать про те, що міофібріли складаються з основних одиниць, які повторюються, – *саркомерів.* Довжина саркомера – 2–3 мкм; всі саркомери розділені *Z-дисками* (рис.3.5).

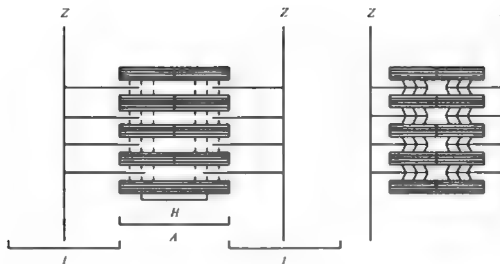


Рис.3.5. **Структура саркомера.** Ділянки, що займають: *H* – товсті нитки; *I* – тонкі нитки; *A* – товсті та тонкі нитки разом

3.4. Основи фізики м’язового скорочення

У процесі м'язового скорочення великі клітини сірої речовини спинного мозку (або відповідного стовбура головного мозку) посилають нервові імпульси (потенціали дії). Ці клітини називаються *мотонейронами*. Вони складаються з тіла клітки (*соми*) і спеціальних відростків (*аксона* і *дендритів*). Ділянка контактування аксона з м’язовим волокном називається *синапсом*. Крім передачі збудження у вигляді нервового імпульсу через синапс від аксона мотонейрона м'язовому волокну має місце додаткове збудження хімічної природи у формі ацетилхоліну (ACh), що виділяється закінченням аксона. Імпульс досягає закінчення рухового нерва, дозволяючи іонам Ca^{2+} проникнути в синапс і виділити ацетилхолін, який дифундує через синаптичну щілину, викликаючи зміну проникності мембрани м’язового волокна. Ацетилхолін підсилює невеликий імпульс у закінченні рухового нерва до рівня, необхідного для включенні імпульсу в м’язовому волокні. Коли імпульс досягає закінчення аксона, відбувається деполяризація мембрани, що супроводжується відмиканням каналів Na^{+} і активацією каналів Ca^{2+}. Швидке збільшення концентрації іонів Ca^{2+} поблизу філаментів актину і міозину є сигналом для початку м’язового скорочення. Іони Ca^{2+} виділяються з саркоплазматичного ретикулума, який являє собою єдину тривимірну мембранну структуру, що оточує кожний саркомер від одного Z-диска до другого.

М’язи, маса яких становить від 40 до 50% загальної маси тіла тварини, являють собою тканини, які характеризуються здатністю скорочуватися, тобто змінювати свою довжину і викликати відповідні зміни просторового положення всього тіла і його частин.

Відносна кількість міозину становить 50–55%, а актину – 20–25% від загальної кількості білків. Крім того, у процесі скорочення беруть участь такі білки як *тропоміозин* (7%) і *тропонин* (2%). Тропонин містить три субодиниці: найбільшу субодиницю *ТнТ*, яка зв’язана з молекулою тропоміозина; середню субодиницю *ТнI,* яка зв’язується з молекулою актина і може інгібувати актин-міозинову взаємодію; найменшу субодиницю *ТнС*, яка зв’язується з кальцієм. Зв’язувальні властивості субодиниць тропонина залежать від концентрації іонів кальцію в оточуючому просторі.

В стані розслаблення м’яза (при концентрації іонів кальцію

$< 10^{-8}$ М) тропоміозин орієнтується під кутом 50^0 відносно центру актинової нитки, внаслідок чого *ТнІ* сильно зв'язується з актином, що призводить до такої орієнтації тропоміозина, яка припиняє взаємодію поперечних містків з актиновою ниткою, оскільки містки розімкнуті (Рис. 3.6).

Рис. 3.6. **Схема взаємодії міозинових містків, актину, тропонину та тропоміозину у відсутності іонів кальцію.** Тут: ГМ – головки міозину; А – актин; ТМ – тропоміозин; Т – субодиниця *ТнТ*; І – субодиниця *ТнІ*; С – субодиниця *ТнС*.

При збудженні м'яза і збільшенні концентрації кальцію відбувається зв'язування *ТнС* з *ТнТ* і *ТнІ*; у той же час взаємодія *ТнІ* з актином зменшується. Цей процес супроводжується орієнтацією тропоміозина під кутом 70^0 і укладанням його в борозну актинової спіралі, що ініціює взаємодію поперечних містків з актиновою ниткою (Рис.3.7).

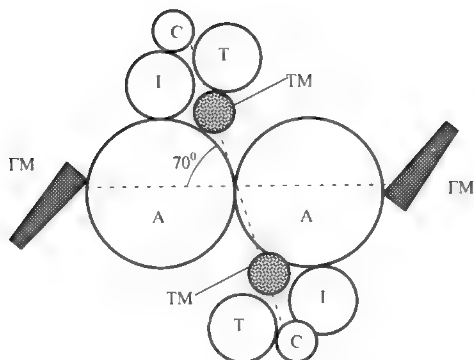
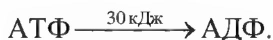


Рис. 3.7. **Схема взаємодії міозинових містків, актину, тропонину та тропоміозину в присутності іонів кальцію.** Тут: ГМ – головки міозину; А – актин; ТМ – тропоміозин; Т – субодиниця *ТнТ*; I – субодиниця *ТнI*; С – субодиниця *ТнС*.

Джерелом енергії для скорочення м'язових волокон служить АТФ, який розташований на головках міозину. Звільнення енергії відбувається при ферментативному гідролізі молекули АТФ:



$$\text{АТФ} \xrightarrow{30\,\text{кДж}} \text{АДФ}.$$

3.5. М'язи птахів

У мускулатурі птахів можна виділити два типи м'язових волокон. Червоний колір "повільних" волокон обумовлений наявністю в них великої кількості міоглобіну. Ці м'язові волокна обплетені густою мережею капілярів і містять велику кількість мітохондрій. Такі волокна скорочуються відносно повільно і добре переносять тривалі навантаження; їх метаболізм заснований на окисленні вуглеводів і жирів до води і двоокису вуглецю. Птахи з червоною літальної мускулатурою, навпаки, здатні переносити досить тривалі навантаження далекого польоту. Наприклад, качки під час міграцій можуть летіти весь день зі швидкістю 80 км / ч.

Білі – "швидкі" – волокна більше за розміром, містять менше міоглобіну і мітохондрій; число капілярів в білих м'язах теж нижче. Енергетика білих м'язів заснована на окисленні вуглеводів, а не жирів. Такі волокна пристосовані до швидких скорочень протягом

короткого часу. Птахи, в літальній мускулатурі яких переважають білі волокна (як, наприклад, у фазанів), злітають, будучи сполохані, але скоро втомлюються і не можуть літати на великі відстані.

3.6. М'язи риб

Оскільки риба мешкає у воді і м'язам не потрібно підтримувати вагу тіла риби, м'язи риби мають свої особливості. М'язові волокна у риби згруповані у блоки – так звані *міотоми,* які відмежовуються один від одного шарами колагену, що називаються *міосептами.* Вцілому, здатність риби плавати забезпечується латеральною (розташованою вбік від серединної площини) мускулатурою, яка становить 40% від загальної ваги у карася *Carassius auratus,* близько 60% у лососевих та 70% у скумбрієвих.

Склад м'язів риби визначається її способом життя, а саме участю у процесі повільного плавання та несподіваних ривках. Кожний міотом складається з відносно невеликої кількості волокон, що формують так звані *червоні м'язи*, які призначені для повільного плавання, та значно більшої (близько 90%) кількості волокон, що утворюють *білі м'язи*, які забезпечують швидкий рух або ривки риби.

Червоні м'язи характеризуються високими значеннями вмісту міоглобіну, розгалуженою системою капілярів, великою кількістю мітохондрій (органоїдів клітин, що забезпечують вироблення, нагромадження і розподіл енергії в клітинах) та окислювальних ферментів. Вони демонструють аеробне функціонування, повільно втомлюються та мають невелику внутрішню швидкість скорочення. Діаметр волокон червоних м'язів становить 100-200 мкм. Всі ці властивості надають можливість рибі реалізувати повільні періодичні рухи.

Білі м'язи спроможні забезпечити максимальну потужність рибі. Вони характеризуються високою густиною міофібріл, невеликою кількістю мітохондрій та обмеженим кровопостачанням. Білі м'язи функціонують анаеробно; вони швидко втомлюються та мають високу внутрішню швидкість скорочення. Діаметр волокон білих м'язів знаходиться в межах 300-400 мкм.

У більшості риб червоні м'язи розташовані у вигляді вузької смужки вздовж бокової поверхні. Наприклад, щука *Esox lucius* - хижак, що чекає свою жертву у засідці, майже позбавлена червоних м'язів, хоча у деяких видів риб(наприклад, таких хижаків-бурлак як скумбрії *Scomber* або тунця *Katsuwonus pelamis)* червоний м 'яз простягається аж до хребетного стовпа.

3.7.Експериментальні дослідження м'язового скорочення

Розглянемо експериментальну техніку дослідження м'язового скорочення.

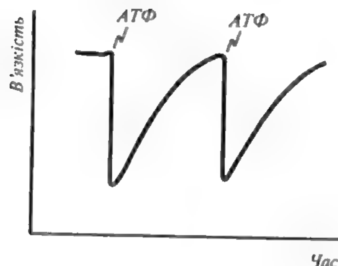


Рис.3.8 . **Залежність в'язкості суспензії актоміоцину від ступеня його зв'язування з АТФ**

На користь теорії сковзання протофібріл свідчать результати дослідження залежності в'язкості суспензії актоміозина (суміш білків актина і міозина) від ступеня його зв'язування з АТФ. Додавання АТФ до суспензії призводить до різкого зменшення в'язкості (рис.3.8), що можна пояснити дисоціацією актоміозина на актин і міозин-АТФ комплекс.

Під час гідролізу АТФ (у присутності іонів Mg^{2+}) відбувається відновлення первинної величини в'язкості суспензії.

Встановлено залежність відновлення первинної величини в'язкості суспензії від концентрації вільного Ca^{2+}.

Експериментально встановлена залежність між концентрацією вільного Ca^{2+} в саркоплазмі і силою м'язового скорочення (рис.3.9): сила зростає від 0 ($C=10^{-8}$M) до максимуму ($C=5 \cdot 10^{-6}$M).

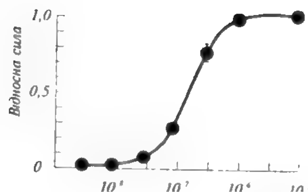


Рис.3.9. **Залежність сили м'язового скорочення від концентрації вільного кальцію в саркоплазмі**

Ще один експеримент передбачає використання чутливого до Ca^{2+} білка екворина (рис.3.10). Коли молекула цього білка приєднує три іони кальцію, вона випромінює квант світла.

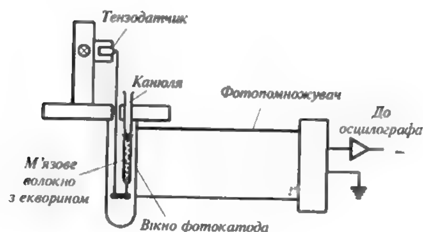


Рис.3.10. **Схема експериментального приладу для дослідження сили,що розвивається м'язовим волокном, від концентрації вільного кальцію** (пояснення в тексті)

Екворин вводили в незбуджений м'яз і за допомогою фотоелектронного помножувача спостерігали залежність випромінювання світла від концентрації кальцію в процесі його звільнення з саркоплазматичного ретикулума. Сила, що розвивається м'язовим волокном, залежить лінійно від концентрації вільного Ca^{2+}.

Залежність сили скорочення від положення поперечних містків у живому м'язі досліджували за допомогою рентгеноструктурного аналізу (рис.3.11), в основі якого лежить дифракція рентгенівського випромінювання на квазікришталевій структурі м'язових ниток.

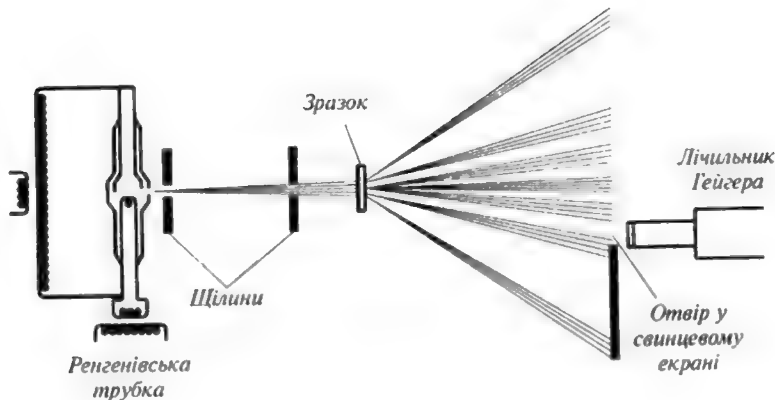


Рис. 3.11. **Рентгеноструктурний аналіз залежності сили скорочення від положення містків у живому м'язі** (пояснення в тексті)

Коли поперечні містки виступають із міозинової нитки і приєднується до актинової нитки, інтенсивність рентгенівського

випромінювання зменшується за рахунок його дифракції на періодичній структурі, яка утворюється поперечними містками. Коливання інтенсивності випромінювання корелюють з коливаннями напруги м'яза (рис.3.12).

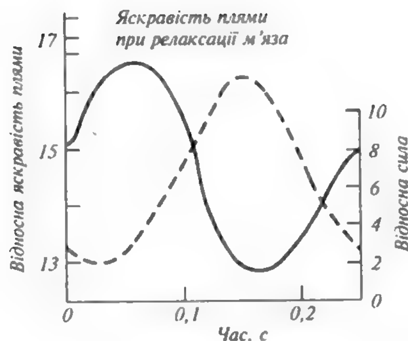


Рис. 3.12. **Кореляція коливань інтенсивності рентгенівського випромінювання зі зміною напруження м'яза**

3.8. Гіпокінезія та гіподинамія

Гіпокінезія (від грец. ὑπό – знизу, під; κίνησις – рух) – стан недостатньої рухової активності організму з обмеженням темпу і обсягу рухів.

Сучасна людина приречена до гіпокінезії внаслідок таких причин як обмеження обсягу рухів, малорухливий спосіб життя, нехтування фізичною культурою, неправильна організація навчального процесу та перевантаження навчальними заняттями, поширення громадського та особистого транспорту, зменшення робіт, що вимагають фізичних зусиль і м'язових напруг

У сільському господарстві умови стійлового утримання тварин у промислових комплексах спричинюють порушення обміну речовин, дегенеративних змін у кістковій тканині, погіршення відтворної функції та скорочення періоду господарської діяльності. У корів, яких утримують у закритих приміщеннях, зменшується кількість телят, що народжуються живими, порівняно з тими, які знаходяться на вільному випасанні. Гіпокінезія викликає мінеральну недостатність, що призводить до зниження міцності кісток, нерівномірності та диспропорції збільшення маси та розвитку кісток [Костюк В.В., 1982].

Слід відмітити, що як захід профілактики по подоланню гіпокінезії пропонується активний моціон та введення у раціони тварин та птиці підвищеної кількості легкозасвоюваних вуглеводів і жирів. Гіпокінезія як особливий стан організму, обумовлений недостатністю рухової активності, призводить в ряді випадків до гіподинамії.

Гіподинамія (від грец. ὑπό – під та δύνᾰμις – сила) – порушення функцій організму (опорно-рухового апарату, кровообігу, дихання, травлення), яке сталося через обмеження рухової активності, зниження сили скорочення м'язів. Гіподинамія є наслідком звільнення людини від фізичної праці.

3.9. Нем'язові форми рухливості

3.9.1. Амебоїдний рух

Крім м'язового скорочення, живі організми мають ще такі основні механізми генерації руху як амебоїдний рух та биття війок і джгутиків.

Амебоїдний рух супроводжується зміною форми клітини за рахунок спрямовування уперед вакуолізованої серцевини цитоплазми (*ендоплазми*) в одну або декілько *псевдоподій* - паростків, які витягуються, утягуються та змінюють форму (рис.3.13). Внаслідок перетікання в псевдоподії ендоплазми відбувається їх випинання. Течія ендоплазми обмежена границями периферійної оболонки.



Рис.3.13. **Зображення амеби *Chaos carolinensis***

Пересування (*локомоція*) амебоподібних організмів можливе при наявності контакту з будь-яким субстратом.

Вільно повзаючі амеби рухаються із швидкістю 0,5–4,5 мкм/с.

3.9.2. Війки та джгутики

Органели з характерною внутрішньою структурою, які розташовані на поверхні клітини, забезпечують переміщення рідини вздовж поверхні за рахунок коливальних рухів; короткі органели називають *війками*, а відносно довгі – *джгутиками*. Війками, наприклад, обладнані інфузорії; джгутиками – водорості, деякі з найпростіших, сперматозоїди.

Війки демонструють активність лише у водному середовищі; вони дають можливість організму змінювати напрямок і швидкість рухів під впливом зовнішнього подразника. Довжина війок становить 10–20 мкм, а діаметр – 0,20–0,25 мкм. Частота биття війок знаходиться в межах 10–40 ударів за секунду. Типовим для війок є рух у вигляді *хвильових вигинів* (рис.3.14), які складаються з прямого гребного удару та зворотного відновного руху.

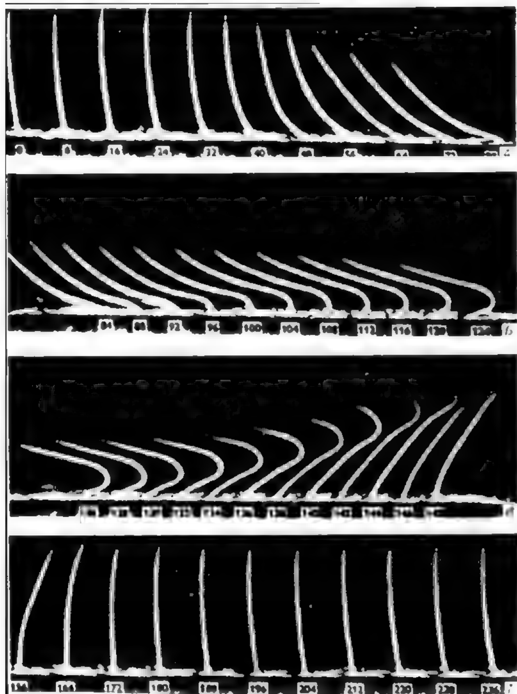


Рис. 3.14. **Рух війок у вигляді хвильових вигинів**

Джгутики мають більші, ніж війки, розміри і досягають довжини від 20 мкм до декількох міліметрів; діаметр джгутика дорівнює 0,20–0,25 мкм.

Згідно з сучасними уявленнями, механізм війчастого і джгутикового руху пов'язаний з *ковзанням* периферійних пар мікротрубочок відносно одна одної, відносно центральної пари, завдяки чому відбувається вигин війки або джгутика.

Робота, яка виконується під час руху війки або джгутика, спрямована, в основному, на подолання сил внутрішнього тертя середовища і пружного опору органели вигину. Робота прямого удару органели становить $4 \cdot 10^{-16}$ Дж, а зворотного – 10^{-16} Дж; потужність одного удару дорівнює (1-4) $\cdot 10^{-14}$ Вт.

3.9.3. Робота джгутикового апарату

Джгутики є органелами, які в більшості випадків розташовані на апікальному (передньому по ходу руху) кінці клітини; звичайно довжина джгутиків може дорівнювати довжині клітини, бути меншою або перевищувати її [Масюк, 1973]. Кожен джгутик являє собою бічеподібне утворення діаметром близько 0,2 мкм. Завдяки активним вигинам джгутики зазвичай виробляють тягнучий або штовхаючий вплив на клітину, забезпечуючи її поступальний рух з одночасним її обертанням навколо власної поздовжньої осі.

3.9.4. Особливості биття джгутиків

Вигини джгутика *Euglena gracilis* в процесі биття характеризуються спіралеподібною формою, хоча, строго кажучи, структура биття більше відповідає серії вигинів, кожен з яких представляє собою частину спіралі. Ці ділянки розділені прямолінійними відрізками джгутика (рис. 3.15).

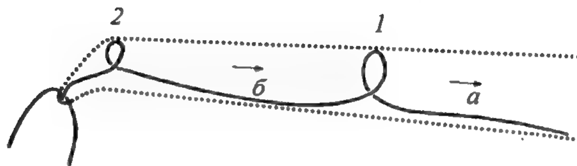


Рис. 3.15. **Схематичне зображення структури биття джгутика *Euglena gracilis*,** що представляє собою серію вигинів ("перервану спіраль"), кожен з яких (1, 2) являє собою частину спіралі; розділені ці спиралеподібні ділянки прямолінійними відрізками джгутика (*а, б*) [Jahn, Bovee, 1968]. Тут стрілки вказують напрям поширення вигинів; пунктирні лінії відповідають кордонам вигинів.

Це дало підставу назвати таку форму джгутика в процесі биття «перерваною спіраллю» ("interrupted helix") [Jahn, Bovee, 1968].

Биття джгутика *E. gracilis* забезпечують рух клітини по спиралеподдібній траєкторії. Клітина здійснює при цьому обороти навколо своєї поздовжньої осі з частотою 2 Гц (близько 0,32 об/с = 19 об/хв).

Джгутики *Chlamydomonas reinhardtii* демонструють синхронні биття симетричної форми відносно поздовжньої осі тіла в одній площині (Рис. 3.16). Такий характер руху клітини Д.Л. Рінго назвав "плаванням стилем брас", а рух джгутиків відніс до цилиарному типом (таке веслообразно биття характерно для війок інфузорій) [Ringo, 1967; Квитко и др., 1978].

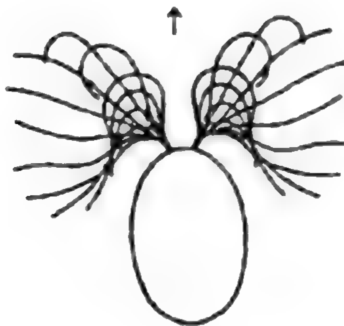


Рис. 3.16. **Веслоподібний рух джгутиків *Chlamydomonas reinhardtii* при плаванні стилем "брас"** [Colombetti, Marangoni, 1991]. Стрілка вказує напрямок руху клітини.

Відмінною особливістю роботи жгутикового апарату *Dunaliella* в порівнянні з *Chlamydomonas* є те, що при зміні напрямку руху клітини один з джгутиків короткочасно стає нерухомим, тоді як інший забезпечує поворот клітини, після чого клітина рухається в новому напрямку з двома працюючими джгутиками [Dunaliella ..., 1992]. Крім того, частота биття двох джгутиків *Dunaliella bioculata* неоднакова (50 і 60 Гц), що призводить до появи деякого кута між площинами биття джгутиків. Це викликає обертання клітини і її рух по синусоїдальної траєкторії [Shoevaert et al., 1988].

3.9.5. Реєстрація биття джгутиків

Високошвидкісна мікрокінематографія, Ця техніка дозволяє проаналізувати кадр за кадром (100-500 кадрів за секунду) рух клітин водоростей. Для *Chlamydomonas reinhardtii* параметри руху клітин становили: поступальна швидкість при кімнатній температурі100-200 мкм/с (максимальне значення 240 мкм/с); швидкість обертального руху 1,4-2 Гц (0,22-0,32 об/с) при максимальному значенні 2,5 Гц (0,4 об/с); частота биття джгутиків, які забезпечують спиралеподібний рух клітини, від 45 до 62-70 Гц у джгутика, що знаходиться на зовнішній стороні спіралі, та 45 Гц у джгутика, що знаходиться на внутрішній стороні спіралі [Rüffer, Nultsch, 1985]. Завдяки використанню методу високошвидкісної кінозйомки були визначені швидкість поступального руху *Dunaliella bioculata*, яка склала 105±10 мкм/с [Dunaliella ..., 1992], та частоту биття джгутиків (50 і 60 Гц) цього виду [Shoevaert et al., 1988] .

3.9.6. Лазерна допплерівська спектроскопія

Суть ефекту Допплера полягає в тому, що при опроміненні об'єкта, який рухається зі швидкістю υ, світлом певної частоти λ має місце розсіювання світла, причому частота (довжина хвилі) розсіяного світла залежить від швидкості руху об'єкта. Допплерівське зміщення Δf частоти світла залежить від кута розсіяння θ світла об'єктом, швидкості руху υ об'єкта і від кута φ між напрямком руху об'єкту і напрямком поширення світла [Ascoli et al., 1980]:

$$\Delta f = \frac{2\upsilon}{\lambda} \sin\frac{\theta}{2} \cos\varphi \cdot \qquad (10.1)$$

Впливаючи на клітини джгутикових водоростей лазерним випромінюванням і реєструючи допплерівські зсуви, Ц. Асколі зі співробітниками вдалося оцінити швидкості поступального і обертального рухів (для *E. gracilis* швидкість поступального руху склала 100 мкм/с, а частота обертання клітини близько 2 Гц), а також частоту биття джгутиків [Ascoli et al., 1978, 1980]. Використання техніки допплерівської спектроскопії дало можливість оцінити швидкість поступального руху *Dunaliella bioculata*, яка склала 109±5 мкм / с [Dunaliella ..., 1992].

Типові допплерівські спектри, що дозволяють оцінити частоту биття джгутиків для різних водоростей, представлені на рис. 3.17.

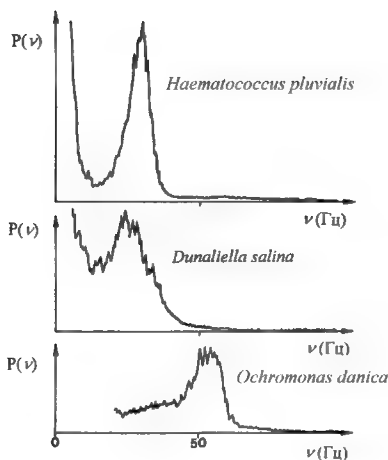


Рис. 3.17. **Типові допплерівські спектри, що дозволяють оцінити частоту биття джгутиків для різних водоростей** [Ascoli et al., 1980]. Тут: *P(ν)* – інтенсивність розсіяного на рухомому об'єкті сигналу, зареєстрованого на частоті *ν*.

Як видно, частота биття джгутиків *D. salina* знаходиться на рівні близько 25 Гц.

3.9.7. Метод світлорозсіюівння

Суть методу світлорозсіювання пояснюється рис. 3.18.

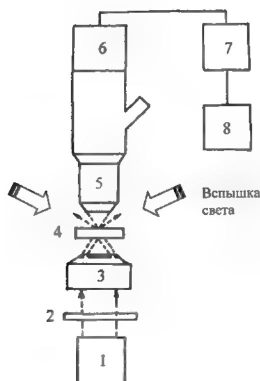


Рис.3.18. **Схема експериментальної установки, призначеної для реєстрації світлорозсіювання** (пояснення в тексті) [Angellini et al., 1986]

Інфрачервоний компонент випромінювання джерела 1 проходить через інфрачервоний фільтр 2 і темнопольний конденсор 3, після чого потрапляє на суспензію 4 водоростей, що досліджується. Спалах світла, який подається на суспензію, не потрапляє в об'єктив за рахунок темнопольного конденсора. Однак, модульований за рахунок биття джгутиків сигнал збирається об'єктивом 5 і реєструється фотоприймачем 6, вихідний сигнал якого подається на спектроаналізатор 7, пов'язаний з комп'ютером 8 [Ascoli, Petracchi, 1991]. Експериментальна система дає можливість проводити вимірювання, накопичуючи за допомогою комп'ютера дані через кожні 300 мс в шестиразовій повторності. Використовуючи техніку швидкого Фур'є-перетворення, можна порівняти початковий спектр інтенсивності для сукупності досліджуваних клітин з тими, які отримані при різних відносно спалаху світла часових затримках, і одержати уявлення про еволюції частоти биття джгутиків водорості.

3.9.8. Метод фотометрії

В основі фотометричних методів лежить реєстрація абсолютних або відносних значень потоків випромінювання, що пройшли через основи рухливих джгутиків: переміщення у просторі джгутиків викликають модуляцію світлового потоку, що дає можливість отримати інформацію про частоту биття джгутиків.

У процесі фотометрії клітина досліджуваної водорості закріплюється між предметним і покривним стеклами, після чого до основи джгутиків підводять зонд мікроскопа (Рис. 3.19). Процедура вимірювань зводилася до реєстрації модульованого світлового потоку фотоелектронним помножувачем мікроскопа, підсилення та аналізу одержаного сигналу. Система реєстрації дає можливість перетворити частоту биття джгутиків в аналогову форму і реєструвати її на самописці.

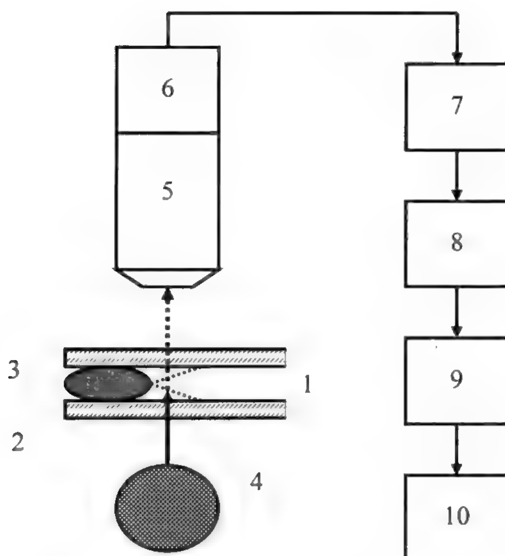


Рис.3.19. **Принцип мікрофотометрії джгутиків мікроорганізмів**. Тут: 1 – клітина мікроорганізму, що досліджується; 2 – предметне скло мікроскопа; 3 – покривне скло мікроскопа; 4 – джерело світла; 5 – мікроскоп; 6 – фотопомножувач; 7 – підсилювач-перетворювач; 8 –тригер Шмідта 8, який виробляє стандартний імпульс певної тривалості, якщо сигнал перевищує заданий рівень; 9 – синхронізуючий тригер, який запускає лічильник імпульсів; 10 – аналогово-цифровий перетворювач, який визначає частоту биття джгутиків.

3.9.9. Метод відеомікрографії

Система відеомікрографіі складається з мікроскопа, який з'єднаний з відеокамерою і монітором (Рис.3.20). Така система дає можлівість вімірюваті поступальну та обертальну швидкість клітин, фоторух та кількість клітин водоростей.

Випромінювання джерела 1 білого світла (лампа розжарювання потужністю 300 Вт) формували в паралельний пучок світла за допомогою коліматора 2. Потім пучок світла пропускали через скляний 3 і рідинний 4 інфрачервоні фільтри, а при необхідності реєстрації світлових кривих - також через інтерференційний фільтр 5. Після цього світло під кутом 30 °

направляли на площину предметного скла з нанесеною на нього суспензією водоростей, яке знаходилося на предметному столику 6 мікроскопа 12. При дослідженні спектральних залежностей фототопотаксису використовували галогенну лампу 7, випромінювання якої пропускали через монохроматор 8. Дію поляризованого світла вивчали, використовуючи джерело світла 9, конденсор 10, поляризатор 11. Параметри фоторуху оцінювали за допомогою системи реєстрації, що складається з відеокамери 13, блоку сполучення 14 і монітора 15.

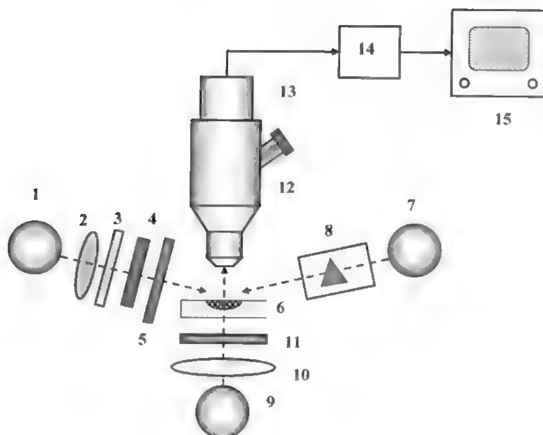


Рис. 3.20.**Схема системи відеомікрографії для дослідження фоторуху водоростей**: 1 – джерело білого світла; 2– коліматор; 3 – скляний інфрачервоний фільтр; 4 – рідинний інфрачервоний фільтр; 5 – інтерференційний фільтр; 6 – зразок на предметному столику мікроскопа; 7 – галогенна лампа; 8 – монохроматор; 9 – джерело світла; 10 – конденсор; 11 – поляризатор; 12 – мікроскоп; 13 – відеокамера; 14 – блок сполучення; 15 – монітор [Posudin et al., 1992].

3.9.10. Оцінка рухливості сперміїв

В основі фотометричного методу, що призначений для контролю якості сперми, лежить властивість сперміїв повертатися у процесі поступального руху. Освітлюючи рухомі спермії боковим світлом, можна реєструвати відблиски, які пов'язані з обертальною (а, отже, з поступальною) швидкістю. Фіксування кількості сперміїв, що проходять через певний перетин, дає можливість визначити їх концентрацію. Схему фотометричного аналізатора наведено на рис.3.21.

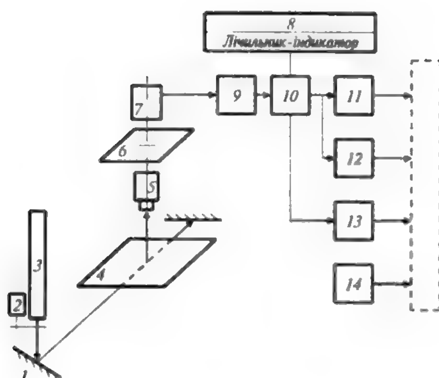


Рис. 3.21. **Схема лазерного фотометричного аналізатора для контролю якості сперми**: 1 – відбивач; 2 – модулятор; 3 – лазер; 4 –кювета; 5 – оптичний прилад; 6 – діафрагма; 7 – фотоприймач; 8 – блок розподілу швидкості;
9 – підсилювач; 10 – 14 – блоки обробки даних

3.10. Методи вимірювання рухових характеристик живих організмів

3.10.1. Кінематичні характеристики тварин

До основних кінематичних характеристик тварини належать довжина кроку, частота кроків, тривалість контакту кожної кінцівки з грунтом. Всі ці параметри вимірюються за допомогою високошвидкісної кінематографії або акселерометрії. Прикладом результатів вимірювань кінематичних характеристик є швидкість руху і довжина кроку коня (табл.3.1).

3.1. **Кінематичні характеристики коня**

Тип руху	Швидкість руху, км/год	Довжина кроку, м
Хода	6–7 (верхові породи) 4–5 (возові породи)	1.4÷1,8
Рись	11–18	2,5–3,5
Галоп	30–40	1,5–2,0

У ветеринарній медицині все частіше використовують такий параметр, як кут між окремими сегментами зчленування. Вимірювання кінематичних характеристик проводять у дво- або

тривимірному просторі за допомогою камер, які розташовані збоку, позаду або спереду тварини. Методика вимірювань передбачає використання маркерів, які закріплюються в центрі обертання суглоба і на окремих сегментах (рис.3.22). Розмір кожного маркера становить 2,5 см. Розвитком цієї техніки можна вважати застосування фотодіодів як маркерів, на які діють три світлових променя, що скануються в тривимірному просторі. Розташування 11 фотодіодів на передній кінцівці коня (рис.3.23) дало можливість визначити залежність кута між сегментами від часу для таких суглобів як вертлуг, плече, лікоть, кістка зап'ястя, щітка, суглоб копита.

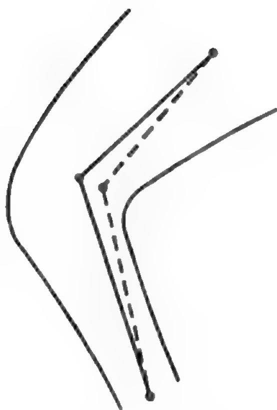


Рис. 3.22. **Закріплення маркера в центрі обертання суглоба**

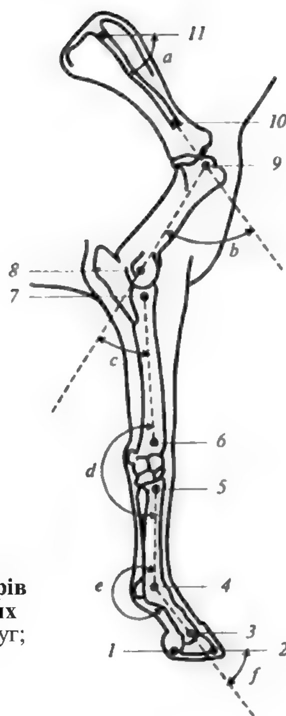


Рис. 3.23. **Схематичне зображення маркерів (номери 1-11) та кутів між сегментами таких суглобів передньої кінцівки коня**: *a* – вертлуг; *b* – плече; *c* – лікоть; *d* – кістка зап'ястя; *e* – щітка; *l* – суглоб копита

3.10.2. Динамічні характеристики тварин

Під час руху тварини виникають внутрішні сили, які розвиваються м'язами в тілі тварини і перетворюються в обертання сегментів суглобів і поступальний рух тварини в цілому, а також

зовнішні сили, такі як реакція опору грунту. Один з методів оцінки зовнішніх сил передбачає використання силових пластин, які являють собою плоскі пластини розміром 60х90 см, з'єднані з 3-4 п'єзоелектричними перетворювачами або датчиками напруги. Ці пластини розташовують на шляху руху тварини, яка досліджується.

Ще один метод вимірювання базується на використанні силових черевиків, які обладнані датчиками. Як приклад, можна навести результати залежності реакції опору грунту під час ходи коня (рис.3.24).

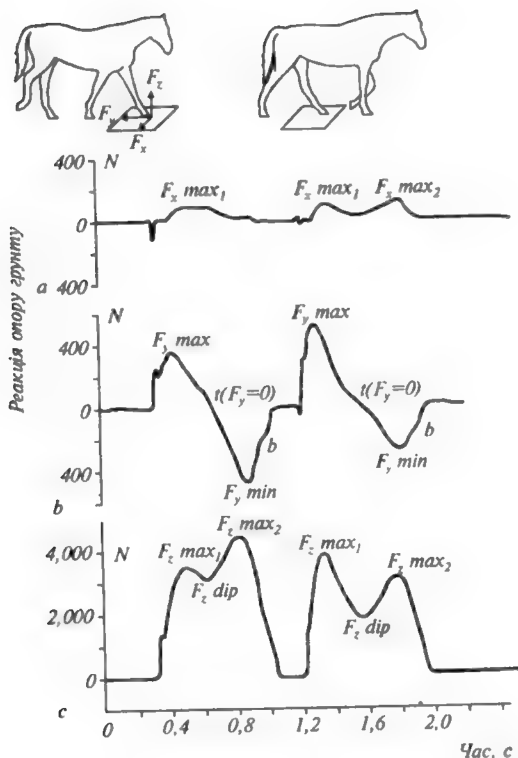


Рис. 3.24. **Результати вимірювання реакції опору грунту під час ходи коня за допомогою силових черевиків:** *a,b* – горизонтальні сили; *c* – вертикальні сили

Важливою динамічною характеристикою тварини є розтяг, який відбувається на поверхні кісток тварини під час їх згину або кручення. Оцінку цього параметру проводять за допомогою датчиків, що дозволяють вимірювати силу або напругу, які викликають розтяг. Неоднорідність і нелінійність пружних властивостей кістки вимагають попереднього калібрування датчиків.

Розтяг сухожиль, який відбувається при навантаженні, можна вимірювати, наприклад, за допомогою датчиків, що працюють на основі ефекта Холла.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. У чому полягає принцип ізометрії і алометрії?
2. Як впливає коефіцієнт *b* на характер кривої, що описується алометричним рівнянням?
3. З яких елементів складається опорно-руховий апарат тварини?
4. Назвати основні типи м'язових тканин.
5. З чого складається скелетний м'яз?
6. Пояснити механізми м'язового скорочення.
7. Які експериментальні методи використовують при дослідженні м'язового скорочення?
8. Назвати нем'язові форми рухливості.
9. Які методи використовуються для вимірювання кінематичних та динамічних характеристик тварин?
10. Пояснити принципи контролю якості сперми самців.

5. ОСНОВИ ГІДРОДИНАМІКИ

Гідродинаміка – розділ фізики, що вивчає рух рідин, їх взаємодію між собою та твердими тілами, які вони обтікають.

5.1. Тиск

Тиск p – це фізична величина, що характеризує інтенсивність нор-мальних (перпендикулярних до поверхні) сил, з якими одне тіло діє на поверхню іншого. Середня величина тиску на будь-яку площину дорівнює відношенню середнього значення сили, що діє перпендикулярно цій площині, до її площі:

$$p = \sum_{\Delta S \to 0} \frac{\Delta F}{\Delta S} = \frac{dF}{dS}\,. \tag{5.1}$$

Якщо сили розподілені вздовж поверхні рівномірно, то тиск p на будь-яку частину поверхні дорівнює:

$$p = \frac{F}{S}\,, \tag{5.2}$$

де F – сума прикладених перпендикулярно до поверхні сил; S – площа цієї частини поверхні.

Одиниця вимірювання тиску в системі СІ – *паскаль* (1Па = = 1Н/м^2).

Позасистемні одиниці та їх зв'язок із паскалем:
1атм = 1,01325·10^{5} Па = 1013,25 мбар = 760 мм рт. ст.;
1 мбар = 100 Па = 1 гПа = 0,75006 мм рт. ст.;
1 мм рт. ст. = 1 тор = 1,3332 мбар = 133,32 Па;
1Па = 9,87·10^{-6} атм = 7,5·10^{-3} мм рт. ст.

5.2. Тиск води

Абсолютний тиск p на глибині d від поверхні рідини перевищує тиск p_A на величину ρgh, яка відповідає тиску, що утворює вага стовпчика рідини d і площею S:

$$p = p_A + \rho g d, \tag{5.3}$$

де p_A – атмосферний тиск; ρ – густина рідини; d – глибина.

Цей вираз можна переписати так:

$$p = p_A + \frac{\rho g d S}{S} = p_A + \frac{mg}{S} = p_A + \frac{P}{S}, \qquad (5.4)$$

де P – вага стовпа рідини; m – маса рідини; g – прискорення вільного падіння.

Оскільки тиск рідини залежить лише від глибини, будь-яке збіль-шення тиску на поверхні передається кожній точці рідини. Цей факт було сформульовано у 1663 р. як *закон Паскаля: тиск на поверхні рідини, який утворюється зовнішніми силами, передається рідиною однаково по всіх напрямках*. Цей закон знайшов своє застосування у гідравлічному пресі.

5.3. Закон Архімеда

Сила тиску на нижні шари рідини завжди перевищує силу, що діє на верхні шари. Отже, на тіло, занурене в рідину, діє виштовхуюча сила. Закон статики рідин та газів, або *закон Архімеда*, стверджує: *на будь-яке тіло, занурене в рідину (або газ), діє з боку цієї рідини (або газу) виштовхуюча сила, яка дорівнює вазі рідини (газу) в об'ємі зануреної частини тіла, направлена по вертикалі догори та прикладена до центра тяжіння виштовхнутого об'єму.*

Виштовхуючу силу називають *архімедовою*, або *гідростатичною* підйомною силою.

5.4. Рух ідеальної рідини

Ідеальною вважається рідина, окремі елементи якої рухаються без тертя та яка є нестисливою.

Нестисливою називають рідину, густина якої стала.

Течією називають рух рідини, а *потоком* – саму рідину, що рухається. Якщо швидкість руху рідини в кожній точці об'єму не змінюється з часом, такий рух рідини називається *стаціонарним*. Графічно рух рідини зображується за допомогою *ліній течії* – таких ліній, дотичні до яких збігаються за напрямком вектора швидкості в даній точці потоку. Частина рідини, обмежена лініями течії, називається *трубкою течії*.

Розглянемо трубку течії змінного перерізу (рис. 5.1). Для ідеальної рідини, що рухається у цій трубці, справедливі такі закономірності.

<u>Рівняння нерозривності потоку</u> – за стаціонарної течії рідини добуток швидкості течії рідини на поперечний переріз трубки течії є величиною сталою:

$$S \cdot \upsilon = \text{const}. \quad (5.5)$$

З цього рівняння можна одержати вираз:

$$\upsilon = \frac{\text{const}}{S}. \quad (5.6)$$

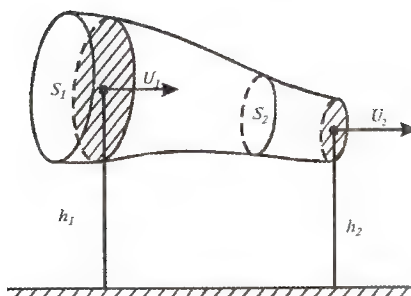


Рис. 5.1. **Трубка змінного перерізу**

Приклад

Кров в артерії діаметром 0,6 мм тече із швидкістю 0,1 м/с. Артерія переходить у n капілярів діаметром $8 \cdot 10^{-3}$ мм. Швидкість руху крові у капілярі становить 10^{-3} м/с. Чому дорівнює кількість капілярів?

Розв'язання

Середній об'ємний потік Q_a крові в артерії визначається виразом:

$$Q_a = S_a \cdot V_a,$$

де S_a – переріз артерії; V_a – швидкість руху крові по артерії.

Середній об'ємний потік $Q_к$ крові у капілярі пов'язаний з Q_a співвідношенням :

$$Q_a = n \cdot Q_к,$$

де n – кількість капілярів.

Використовуючи закон нерозривності потоку (рівняння (5.2)), отримаємо:

$$S_a \cdot V_a = n \cdot S_к \cdot V_к,$$

або

$$\frac{\pi \cdot D_a^{\ 2}}{4} \cdot V_a = n \cdot \frac{\pi \cdot D_к^{\ 2}}{4} \cdot V_к .$$

Звідси

$$n = \frac{D_a^2 \cdot V_a}{D_к^2 \cdot V_к}.$$

Підставляємо числові значення:

$$n = \frac{(0{,}6 \cdot 10^{-3}\text{м})^2 \cdot 0{,}1\text{м} \cdot \text{с}^{-1}}{(8 \cdot 10^{-3}\text{м})^2 \cdot 10^{-3}\text{м} \cdot \text{с}^{-1}} = 5{,}6 \cdot 10^5.$$

<u>*Рівняння Бернуллі*</u>: ***в стаціонарному потоці повний тиск, що складається з статичного, гідростатичного та динамічного тисків, є величина стала для будь-яких перерізів потоку***

$$p + \rho \cdot g \cdot h + \frac{\rho \cdot V^2}{2} = const, \qquad (5.7)$$

де p – *статичний тиск*, тобто тиск, який утворює рідина на поверхню тіла, яке вона обтікає; $\rho \cdot g \cdot h$ – *гідростатичний тиск*, викликаний вагою рідини; $\frac{\rho \cdot V^2}{2}$ – *динамічний тиск*, обумовлений рухом рідини.

Для горизонтально розміщеної трубки рівняння Бернуллі має вигляд:

$$p + \frac{\rho \cdot V^2}{2} = const. \qquad (5.8)$$

Таким чином, повна енергія одиниці об’єму ідеальної рідини в будь-якому перерізі потоку є величина стала.

Приклад

Визначити надлишковий тиск, що виникає в аорті діаметром 10 мм у процесі її розширення до 15 мм, якщо швидкість руху крові складає $40 \cdot 10^{-2}$ м/с.

Розв´язання

Запишемо рівняння нерозривності потоку в такій формі:

$$S_1 \cdot \upsilon_1 = S_2 \cdot \upsilon_2,$$

$$\frac{\pi \cdot D_1^2}{4} \cdot \upsilon_1 = n \cdot \frac{\pi \cdot D_2^2}{4} \cdot \upsilon_2,$$

звідки:

$$\frac{\upsilon_1}{\upsilon_2} = \left(\frac{D_2}{D_1}\right)^2.$$

Використовуючи рівняння Бернуллі для горизонтальної трубки, одержимо:

$$p_1 + \frac{\rho \cdot \upsilon_1^2}{2} = p_2 + \frac{\rho \cdot \upsilon_2^2}{2},$$

звідки:

$$\Delta p = p_2 - p_1 = \frac{\rho}{2} \cdot (\upsilon_1^2 - \upsilon_2^2) = \frac{\rho \cdot \upsilon_1^2}{2} \cdot \left(1 - \frac{\upsilon_2^2}{\upsilon_1^2}\right).$$

Комбінуючи рівняння нерозривності потоку і рівняння Бернуллі, можна одержати:

$$\Delta p = \frac{\rho \cdot \upsilon_1^2}{2} \cdot \left[1 - \left(\frac{D_1}{D_2}\right)^4\right].$$

Підставляємо числові значення:

$$\Delta p = \frac{10^3 \cdot 0{,}4^2}{2} \cdot \left[1 - \left(\frac{10}{15}\right)^4\right] = 13 \frac{\text{Н}}{\text{м}^2} \sim 0{,}1 \text{ мм рт. ст.}$$

Контрольне завдання

Визначити надлишковий тиск, що виникає у вені з площею поперечного перерізу 10^{-4} м^2 під час її розширення до $4 \cdot 10^{-4}$ м^2, якщо швидкість руху крові у ній дорівнює $2 \cdot 10^{-2}$ м/с.

Відповідь: $1{,}9 \cdot 10^{-1}$ Н/м^2.

5.5. Рух в'язкої рідини

Якщо під час руху рідини в ній виникають сили внутрішнього тертя (сили в'язкості), то таку рідину називають *реальною.*

Рівняння Ньютона – тангенціальна сила F, що зумовлює зсув шарів рідини один відносно одного, пропорційна площі S шару, по якому відбувається зсув, та градієнту $\Delta\upsilon/\Delta x$ швидкості течії:

$$F = \eta \cdot S \cdot \frac{\Delta \upsilon}{\Delta x}, \qquad (5.9)$$

де η – коефіцієнт динамічної в'язкості. Він характеризує опір рідини зміщенню її шарів.

Одиниця вимірювання в'язкості – *Па·с.*

$$1\ Па·с = 1\ Н·с·м^{-2} = 10\ П\ (пуаз);$$
$$1\ П = 100\ сП\ (сантипуаз) = 0{,}1\ кг·м^{-1}·с^{-1} = 0{,}1\ Па·с;$$
$$1\ сП = 1\ мПа·с.$$

Типові значення в'язкості деяких речовин наведено у табл. 5.1.

5.1. **Коефіцієнт в'язкості речовин**

Речовина	Коефіцієнт в'язкості, Па·с	Температура, °С
Повітря	$18·10^{-6}$	20
Повітря	$21·10^{-6}$	100
Вода	$1{,}781·10^{-3}$	0
Вода	$1{,}306·10^{-3}$	10
Вода	$1{,}002·10^{-3}$	20
Вода	$0{,}798·10^{-3}$	30
Вода	$0{,}653·10^{-3}$	40
Суцільна кров	$(4\text{-}5)·10^{-3}$	20
Плазма крові	$1{,}7·10^{-3}$	20
Суцільне молоко	1,45	27
Збиране молоко	1,42	25
Молочна сироватка	1,16	24
Рицинова олія	0,9	20
Гліцерин	1,5	20

Рідину, яка в процесі течії підпорядковується рівнянню Ньютона, називають *ньютонівською.* Наприклад, вода – ньютонівська рідина, а ряд суспензій та розчинів, зокрема кров – це *неньютонівські* рідини.

Контрольне завдання

Знайти на сайті http://www.gordonengland.co.uk/conversion/dynamic_viscisity.htm таблицю перетворювань одиниць в'язкості; виразити в'язкість рідини 1,71 сП у Па·с та пуазах.

5.5.1. Рух тварин у водному середовищі

Вода має густину, що у 800 разів перевищує густину повітря. Але через те, що вода є нестисливим середовищем, водні тварини легко відштовхуються від неї. Крім того, густина води та густина тіла водних тварин приблизно однакові, що дає можливість майже не витрачати енергію на протидію гравітації. Отже, вода є середовищем,

в якому дуже легко пересуватися, а плавання є найефективнішим засобом пересування у воді.

На тіло, що рухається у водному середовищі, діють два типи сил: *інерціальна* сила $F_{ін} = \rho_e v^2 L^2$ та сила в'язкості $F_\eta = \eta v L$, де ρ_e – густина води; v – швидкість руху об'єкта; L – розмір об'єкта; η – коефіцієнт в'язкості. Співвідношення між цими силами залежать від розмірів об'єкта та його швидкості. Так, для риби розміром 30 см, що рухається зі швидкістю близько 1 м/с, інерціальна сила дорівнює 36 Н, тоді як сила в'язкості – $3\cdot 10^{-4}$ Н, тобто різниця становить 10^5. Ця різниця зменшується в 10 разів у випадку руху личинки розміром 3 мм, що рухається з такою ж швидкістю.

Під час руху зі швидкістю U риба масою m відштовхує воду масою M, яка рухається у протилежному напрямку зі швидкістю V. Імпульси риби mU та води MV мають однакову величину, але протилежні напрямки:

$$m\,U = -MV, \qquad (5.10)$$

звідки швидкість руху води визначиться так:

$$V = \frac{mU}{M}. \qquad (5.11)$$

Робота, яка виконується під час руху риби у воді, дорівнює:

$$A = \frac{mU^2}{2} + \frac{MV^2}{2} = \frac{mU^2}{2}\left(1 + \frac{m}{M}\right). \qquad (5.12)$$

Таким чином, чим більша маса виштовхнутої води M, тим менша сума $\left(1 + \frac{m}{M}\right)$і, отже риба рухається з більшою швидкістю U. Велика маса виштовхнутої води забезпечується великим за площею хвостом.

Поступальний рух риби у воді супроводжується виникненням вихрів, які послідовно збільшуються за розмірами (рис. 5.2).

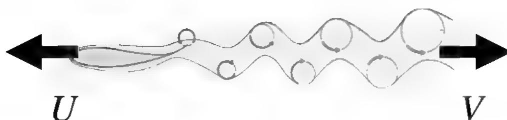


Рис.5.2. **Утворення вихрів умкільватері риби під час поступального руху** [Videler, 1993]

Відстань між центрами вихрів не змінюється, а швидкість циркуляції зменшується. Ці вихрі утворюють сумарний імпульс, протилежний імпульсу риби.

5.5.2. Ламінарна і турбулентна течії

Течія в’язкої рідини може бути *ламінарною* (якщо шари рідини, що рухається, не перемішуються), або *турбулентною* (у разі перемішування шарів).

Режим течії рідини характеризується *числом Рейнольдса*, що визначається за формулою:

$$Re = \frac{\upsilon \rho D}{\eta}, \tag{5.13}$$

де η – в’язкість рідини; ρ – густина рідини; D – діаметр трубки.

Перехід від ламінарної течії до турбулентної визначається за допомогою *критичного числа Рейнольдса* $Re_{кр}$: якщо $Re < Re_{к}$, течія – ламінарна; при $Re > Re_{к}$ течія – турбулентна.

Наприклад, для течії в´язкої нестисливої рідини в циліндричній трубі $Re_{к}$ = 2300. Ламінарний процес перенесення води у грунті характеризується значеннями $Re<1$.

Приклад

Потік води рухається через грунтову пору діаметром $D = 6{\cdot}10^{-5}$ м зі швидкістю $1{,}2{\cdot}10^{-4}$ м/с. Визначити число Рейнольдса, якщо температура грунту становить 20 ^{0}С.

Розв´язання

Використовуючи дані таблиць 1.4 та 4.2, підставляємо числові дані у рівняння (4.13): $Re = (1{,}2{\cdot}10^{-4}$ м/с$)(998{,}2$ кг/м$^3)(6{\cdot}10^{-5}$ м$)/(1{,}002{\cdot}10^{-3}$ Па·с$) = 7{,}17{\cdot}10^{-3}$.

5.5.3. Закон Гагена-Пуазейля

Розглянемо течію рідини вздовж тонкої довгої трубки. Згідно з рівнянням Бернуллі, в стаціонарному потоці повний тиск ідеальної рідини вздовж довгої трубки є величина стала. Але на практиці спостерігається зменшення тиску завдяки в'язкості рідини. Ньютонівська рідина рухається вздовж трубки як серія концентричних кільцеподібних шарів, швидкості руху яких змінюються за параболічним законом (рис. 5.3): рідина рухається скоріше вздовж осі і повільніше – у разі наближення до стінок трубки. Швидкість руху кожного шару радіусом *r* описується рівнянням:

$$\upsilon(r) = \upsilon_{max}(1 - r^2/R^2), \tag{5.14}$$

де υ_{max} – швидкість руху рідини вздовж осі трубки; *R* – радіус трубки.

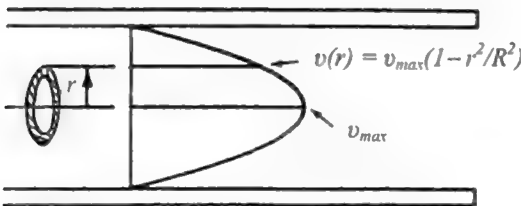


Рис. 5.3. **Рух ньютонівської рідини як серії концентричних шарів радіуса *r*, швидкості *υ* руху яких у трубці радіуса *R* змінюються за параболічним законом**

Через зміну швид-кості руху рідини виникає різниця тисків уздовж довжини трубки $\Delta\upsilon = p_1 - p_2$. Визначимо, за яким законом описується течія рідини вздовж тонкої циліндричної трубки.

<u>*Закон Гагена-Пуазейля*</u>: *об'єм рідини, що протікає за одиницю часу через переріз трубки, прямо пропорційний різниці тисків $p_1 - p_2$ на кінцях трубки, четвертому ступеню радіуса R трубки і обернено пропорційний довжині трубки l і коефіцієнту в'язкості η рідини*:

$$Q = \frac{1}{\eta} \cdot \frac{\pi \cdot R^4}{8 \cdot l} \cdot (p_1 - p_2), \tag{5.15}$$

де $Q = V/t$ – об'ємна швидкість течії рідини; *V* – об'єм рідини.

<u>Закон Стокса</u>: сила, що діє на тверде тіло сферичної форми радіусом R, яке рухається повільно у в'язкій рідині, пропорційна коефіцієнту в'язкості η рідини,радіусу R і швидкості руху υ тіла

$$F = 6\pi\eta R\upsilon. \qquad (5.16)$$

5.5.4. Седиментація

Застосування закону Гагена-Пуазейля до аналізу потоків води у грунті через пори свідчить про те, що пропускання води пропорційне R^4, тоді як площа поперечного перерізу пори пропорційна R^2. Таким чином, одна велика пора пропускає істотно більше води, ніж декілька дрібних пор з однаковою сумарною площею перерізів, за рахунок менших значень сил опору, які утворюються стінками пор.

Розглянемо частинку масою m, об'ємом V і густиною ρ, занурену у рідке середовище з густиною ρ_0 . На цю частинку діє гравітаційна сила:

$$F_{гр} = mg = V\rho g, \qquad (5.17)$$

яка спрямована донизу, і архімедова сила:

$$F_0 = m_0 g = V\rho_0 g, \qquad (5.18)$$

спрямована догори і яка чисельно дорівнює вазі $m_0 g$ рідини, виштовхнутої частинкою. Результуюча сила дорівнює:

$$F_s = F_{гр} - F_0 = V\rho g - V\rho_0 g = Vg(\rho - \rho_0). \qquad (5.19)$$

Якщо $\rho < \rho_0$, результуюча сила спрямована догори (процес *випливання*); якщо $\rho > \rho_0$, результуюча сила спрямована донизу (процес *седиментації*).

У той же час, рідке середовище характеризується в'язкістю (внутрішнім тертям). Якщо рухається частинка сферичної форми радіуса r, сила опору, зумовлена в'язкістю, визначається за законом Стокса:

$$F_\eta = 6\pi\eta r\upsilon \qquad (5.20)$$

і швидкість седиментації визначиться так:

$$\upsilon_{сед} = Vg(\rho - \rho_0)/\,6\pi\eta r = \frac{4}{3}\pi r^3(\rho - \rho_0)/\,6\pi\eta r =$$
$$= \frac{2}{9}\ g(\rho - \rho_0)\ r^2/\eta. \qquad (5.21)$$

Процес седиментації використовують для очищення води від піску, глини, органічної речовини, вірусів, бактерій та водоростей.

Приклад

Визначити швидкість седиментації частинки мулу густиною 2650 кг/м^3 та діаметром 0,03 мм, яка осідає у воді при 20 ^{0}С. Використати дані таблиць 1.4 та 4.2.

Розв´язання

Підставляємо числові дані у рівняння (4.20):

$$\upsilon_{сед} = \frac{2}{9}\ g(\rho - \rho_0)\ r^2/\eta = \frac{2}{9}\ (9{,}8\ м/с^2)(2650 - 998{,}2)(15\cdot10^{-6}\ м^2)^2/(1{,}002\cdot10^{-3}\ Па\cdot с) =$$
$$= 8{,}1\cdot10^{-4}\ м/с.$$

Контрольне завдання

Визначити швидкість падіння дощових краплин діаметром 7 мм, якщо температура повітря становить 20 ^{0}С.
Відповідь: 7,95 м/с.

5.5.5. Ультрацентрифугування

Слід підкреслити, що субклітинні структури характеризуються настільки малою швидкістю седиментації у гравітаційному полі Землі, що треба очікувати седиментацію цих структур протягом місяців або років. Для прискорення процесу седиментації використовують техніку ультрацентрифугування.

Техніка розділення компонентів складних речовин і одержання однорідних фракцій називається *ультрацентрифугуванням*.

Розглянемо пробірку з розчином частинок, яка обертається навколо вертикальної осі з кутовою швидкістю ω (рис. 5.4). На частинку діє доцентрова (виштовхуюча) сила $F_д$, спрямована до осі обертання:

$$F_д = \frac{m_0\upsilon^2}{r} = m_0\omega^2 r = \rho_0 V\omega^2 r, \qquad (5.22)$$

де m_0 – маса рідини, що виштовхується; υ – лінійна швидкість частинки; ω – колова швидкість частинки; V – об’єм рідини; r – радіус частинки.

Крім того, виникає відцентрова сила $F_в$, яка прикладена до зв'язку (нитки чи дроту) і спрямована від осі обертання:

$$F_в = \frac{m\upsilon^2}{r} = m\omega^2 r = \rho V\omega^2 r, \qquad (5.23)$$

де m – маса частинки; V – об'єм частинки.

Рідке середовище характеризується в'язкістю, внаслідок чого виникає сила опору $F_{тр}$, пропор-ційна швидкості руху частинки:

$$F_\eta = \mu\upsilon = 6\pi\eta r\upsilon, \qquad (5.24)$$

де μ – коефіцієнт тертя; η – в'язкість.

Через деякий час сили, що діють на частинки, зрівноважуються:

$$F_в = F_д + F_\eta, \qquad (5.25)$$

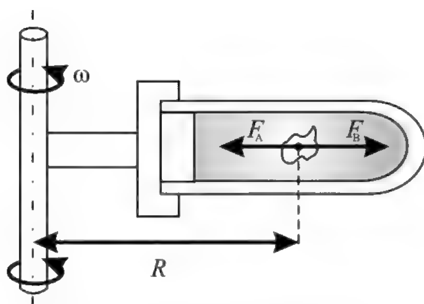


Рис. 5.4. **Пробірка з розчином частинок, що обертаються навколо вертикальної осі з кутовою швидкістю *ω***
(пояснення в тексті)

звідки:

$$6\pi\eta r\upsilon = \omega^2 rV(\rho - \rho_0), \qquad (5.26)$$

або:

$$\upsilon_{цф} = \frac{2}{9}\omega^2 r(\rho - \rho_0)r^2/\eta. \qquad (5.27)$$

Порівнюючи вирази (5.26) і (5.27), можна впевнитися в тому, що швидкість руху частинки у полі доцентрової сили ($\upsilon_{цф}$) у багато разів більша, ніж у гравітаційному полі Землі ($\upsilon_{сед}$):

$$\frac{\upsilon_{цф}}{\upsilon_{сед}} = \frac{\omega^2 r}{g}. \qquad (5.28)$$

Наприклад, якщо пробірка в центрифузі радіусом 10 см обертається зі швидкістю 60000 обертів за хвилину, відношення $\frac{\upsilon_{цф}}{\upsilon_{сед}}$ становить близько 400000.

Техніка ультрацентрифугування дає можливість розділити кров на три фракції: на дні кювети розміщуються еритроцити; далі розташований шар лейкоцитів і тромбоцитів; у верхній частині кювети міститься плазма крові. Таким чином, можна визначити відносну кількість складових частин крові і показник гематокриту відносного співвідношення формених елементів крові і плазми.

Приклад

Центрифуга забезпечує 60000 об/хв. Визначити, у скільки разів швидкість седиментації частинок під час ультрацентрифугування перевищує швидкість седиментації частинок у гравітаційному полі Землі. Радіус обертання – 10 см.

Розв´язання

Кутова швидкість ω пов'язана із числом обертів ν за одиницю часу співвідношенням:

$$\omega = 2 \cdot \pi \cdot \nu,$$

де $\nu = \frac{n}{60}$, а n – швидкість обертання ротора центрифуги (об/хв).

Звідки:
$$\omega = \frac{2 \cdot \pi \cdot n}{60}.$$

Швидкість седиментації під час ультрацентрифугування перевищує швидкість седиментації в гравітаційному полі Землі в $\left(\frac{\omega^2 \cdot r}{g}\right)$ разів. Підставляємо числові дані:

$$\frac{\omega^2 \cdot r}{g} = \frac{\left(\frac{2 \cdot \pi \cdot n}{60}\right)^2 \cdot r}{g} = \left(\frac{2 \cdot \pi \cdot 60000 \frac{1}{\text{с}}}{60}\right)^2 \cdot \frac{0{,}1\text{м}}{9{,}8 \frac{\text{м}}{\text{с}^2}} = 402841.$$

Таким чином:
$$\frac{v_{в}}{v_{гр}} = 402841.$$

Контрольне завдання

Розрахувати, у скільки разів прискорення під час ультрацентрифугування більше прискорення земного тяжіння, якщо центрифугальна кювета розміщена на відстані 8 см від осі обертання ротора, а його швидкість обертання становить 60000 об/хв.

Відповідь: 322273.

5.6. Поверхневий натяг

Розглянемо молекулу *А*, розташовану всередині рідини (рис. 5.5). З різних боків її оточує однакова кількість сусідніх молекул, через що результуюча сил, що діють на молекулу, дорівнює нулю. Щодо молекули *Б*, яка знаходяться в поверхневому шарі рідини, то результуюча сил, які діють на таку молекулу, не дорівнює нулю,

оскільки концентрація молекул у повітрі над рідиною значно менша концентрації молекул у рідині.

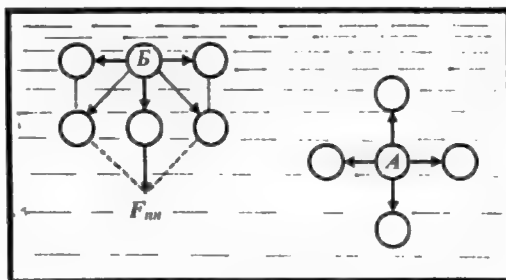


Рис. 5.5. **Взаємодія молекул поверхневого** (А) **та глибинного** (Б) **шарів рідини з оточуючими молекулами**

Причому результуюча сила направлена до середини рідини перпендикулярно її поверхні, через що поверхневий шар рідини утворює на всю рідину тиск, який являє собою суму всіх результуючих сил, що діють на одиницю поверхні рідини. Цей тиск називається *молекулярним* або *внутрішнім*. Для переміщення молекули з глибини рідини в поверхневий шар потрібно затратити роботу, яка здійснюється за рахунок кінетичної енергії молекул і витрачається на збільшення потенціальної енергії цих молекул. Через це молекули поверхневого шару рідини мають більшу потенціальну енергію, ніж молекули усередині рідини. Оскільки рівноважний стан характеризується мінімумом потенціальної енергії, рідина прагне скоротити площу поверхні. Поверхневий шар рідини в цьому разі схожий на еластичну розтягнуту плівку. Напружений стан поверхневого шару рідини називається *поверхневим натягом*, а сили, які зумовлюють скорочення поверхневої плівки рідини, називають *силами поверхневого натягу.*

Сила поверхневого натягу на будь-якій межі поверхні рідини пропорційна довжині межі:

$$F = \sigma \cdot l, \qquad (5.29)$$

де σ – коефіцієнт поверхневого натягу; l – довжина межі рідини.

Коефіцієнт поверхневого натягу чисельно дорівнює силі поверхневого натягу, розрахованій на одиницю довжини контуру, що обмежує поверхню рідини; він залежить від типу рідини, домішок і температури. З підвищенням температури коефіцієнт поверхневого

натягу зменшується, оскільки середня відстань між молекулами рідини збільшується. Типові значення коефіцієнта поверхневого натягу наведені у табл. 5.1, а залежність коефіцієнта поверхневого натягу води від температури – у табл. 5.2.

Коефіцієнти поверхневого натягу рідин

Рідина	Коефіцієнт поверхневого натягу σ, Н/м
Вода	$72{,}8\cdot10^{-3}$
Рицинова олія	$36{,}4\cdot10^{-3}$
Нафта	$26\cdot10^{-3}$
Спирт етиловий	$22{,}8\cdot10^{-3}$
Спирт метиловий	$22{,}6\cdot10^{-3}$
Мильний розчин	$25{,}0\cdot10^{-3}$

5.2. **Залежність коефіцієнта поверхневого натягу води від температури**

Температура, °C	Коефіцієнт поверхневого натягу σ, Н/м
0	$75{,}6\cdot10^{-3}$
20	$72{,}8\cdot10^{-3}$
60	$66{,}2\cdot10^{-3}$
100	$58{,}9\cdot10^{-3}$

Контрольне завдання

Середній радіус альвеоли становить близько $5\cdot10^{-5}$ м. Визначити додатковий тиск, викликаний кривизною альвеоли, якщо коефіцієнт поверхневого натягу плазми $50\cdot10^{-3}$ Н/м.

Відповідь: $2\cdot10^{3}$ Н/м^2.

Речовини, які зменшують поверхневий натяг рідини, називають *поверхнево-активними.* Вивчення поверхневого натягу допоможе зрозуміти принципи боротьби з личинками малярійних комарів у водоймах на основі застосування поверхнево активних речовин.

5.6.1. Поверхневі явища в легенях

Поверхня легень має специфічну рельєфну форму і велику площу для забезпечення кращого газообміну.

Зображення елементарної структури легень (*альвеоли*) наведено на рис. 5.6.

Під час нормального функціонування легень цей значний тиск компенсується поверхневим натягом, що виникає на поверхні легень.



Рис. 5.6. **Елементарна структура легень альвеола**

Підвищення поверхневого натягу може привести до небезпечного респіраторного захворювання – *гіаліново-мембранної хвороби новонароджених.*

Запобігти цьому захворюванню можна за рахунок внесення поверхнево-активних речовин, які зменшують поверхневий натяг.

Однією з таких речовин є *фосфатидилхолін*, молекули якого складаються із гідрофільних полярних головок і гідрофобних ланцюгів жирних кислот. Полярні головки знаходяться у контакті з водою, тоді як жирні кислоти залишаються у повітрі (рис.5.7).

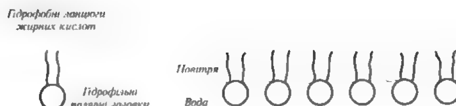


Рис.5.7. **Розташування гідрофільних полярних головок і гідрофобних ланцюгів жирних кислот на межі поділу «повітря-рідина»**

Результатом дії такого граничного молекулярного шару є зменшення коефіцієнта поверхневого натягу від $70 \cdot 10^{-3}$ Н/м до $30 \cdot 10^{-3}$ Н/м.

Приклад

Водомірка рухається по водній поверхні. Загальний периметр взаємодії кожної із її кінцівок з водою становить 1 мм. Припустивши, що поверхневий натяг діє вертикально, показати, що сили поверхневого натягу в змозі утримати тіло комахи масою $25 \cdot 10^{-6}$ кг ($\sigma = 72{,}8 \cdot 10^{-3}$ Н/м).

Розв´язання

Сила поверхневого натягу рідини визначається для шести кінцівок водомірки як:

$$F = 6 \cdot \sigma \cdot l = 6 \cdot 72{,}8 \cdot 10^{-3}\ \text{Н/м} \cdot 10^{-3}\ \text{м} = 436{,}8 \cdot 10^{-6}\ \text{Н}.$$

Вага комахи становить:

$$P = m \cdot g = 25 \cdot 10^{-6}\ \text{кг} \cdot 9{,}8\ \text{м} \cdot \text{с}^{-2} = 245 \cdot 10^{-6}\ \text{Н}.$$

Очевидно, що сила поверхневого натягу перевищує вагу тіла і, таким чином, у змозі утримати тіло комахи.

Контрольне завдання

Водомірка бігає по поверхні води. Знайти вагу комахи, якщо відомо, що під кожною із шести лапок водомірки утворюється ямка, що дорівнює півсфері з радіусом 0,1 мм.

Відповідь: $27{,}5 \cdot 10^{-5}$ Н.

5.6.2. Капілярні явища

Формула Лапласа – додатковий тиск, зумовлений кривизною поверхні рідини, визначається так:

$$\Delta p = \pm\sigma(\frac{1}{R_1} + \frac{1}{R_2}), \qquad (5.30)$$

де σ – коефіцієнт поверхневого натягу; R_1 і R_2 – радіуси кривизни двох взаємно перпендикулярних перерізів поверхні рідини (рис. 5.8).

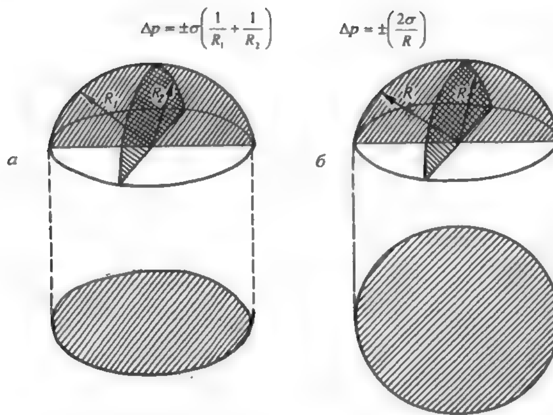


Рис. 5.8. **Форма меніска в капілярі**: *а* – еліптична ($R_1 \neq R_2$);
б – сферична поверхні ($R_1 = R_2 = R$)

Додатковий тиск береться зі знаком “+”, якщо поверхня опукла, зі знаком “–“ – якщо поверхня ввігнута. У випадку сферичної поверхні ($R_1 = R_2 = R$) формула Лапласа має вигляд:

$$\Delta p = \pm\frac{2 \cdot \sigma}{R}. \qquad (5.31)$$

5.7. Гідродинаміка рослин

5.7.1. Ксилема

Систему, що забезпечує постачання води та мінеральних речовин з грунту у верхні частини рослини, називають *ксилемою*. Ця тканина складається з провідних елементів – трахеїд, волокон та елементів судин, що утворюють довгі ряди вздовж розташованих клітин. Діаметри провідних елементів ксилеми варіюють у діапазоні 10-500 мкм для різних видів рослин, а довжина може становити від декількох сот мікрометрів до двох і більше метрів. Через те, що ці провідні елементи позбавлені протопластів і клітинних оболонок, опір проходженню через них води та розчинів дуже малий. Спрощений вигляд провідного елемента ксилеми наведено на рис. 5.9,*а*.

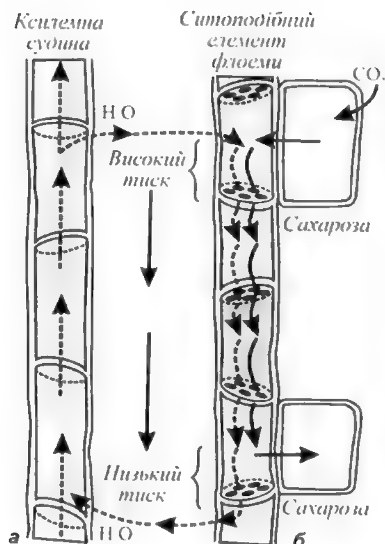


Рис.5.9. **Спрощений вигляд провідних елементів рослини**: *а* – ксилеми; *б* – флоеми

5.7.2. Механізми ксилемного транспорту

Якщо помістити вузьку трубку (*капіляр*) одним кінцем у рідину, то внаслідок змочування або незмочування рідиною стінок капіляра кривизна поверхні рідини (меніска) стає суттєвою, через що над поверхнею утворюється значний додатковий тиск. Притягання

між молекулами рідини називають *когезією*, тоді як притягання між рідиною і твердим тілом (стінками капіляра) – *адгезією.* Коли взаємодія рідина зі стінкою виявляється значною, відбувається *змочування* стінки рідиною; коли ж міжмолекулярні когезійні сили в рідині значно перевищують адгезію між рідиною та стінкою, має місце *незмочування* стінки рідиною. Розглянемо капіляр, занурений у змочуючу рідину.

Сили притягання, які виникають між молекулами рідини і капіляра, примушують рідину підійматися по стінці капіляра, що призводить до викривлення поверхні рідини і утворенню негативного тиску. Внаслідок цього рідина підіймається по капіляру, доки гідростатичний тиск не зрівноважить додатковий тиск. Умову рівноваги можна описати за виразом:

$$\frac{2\sigma}{R} = \rho g h\,, \tag{5.32}$$

де ρ – густина рідини; R – радіус кривизни меніска; g – прискорення вільного падіння; h – висота, на яку підіймається рідина.

Звідси можна визначити висоту піднімання рідини:

$$h = \frac{2\sigma\cos\theta}{\rho g r}, \tag{5.33}$$

де $r = R\cos\theta$ – радіус капіляра, θ – крайовий кут (рис. 5.10).

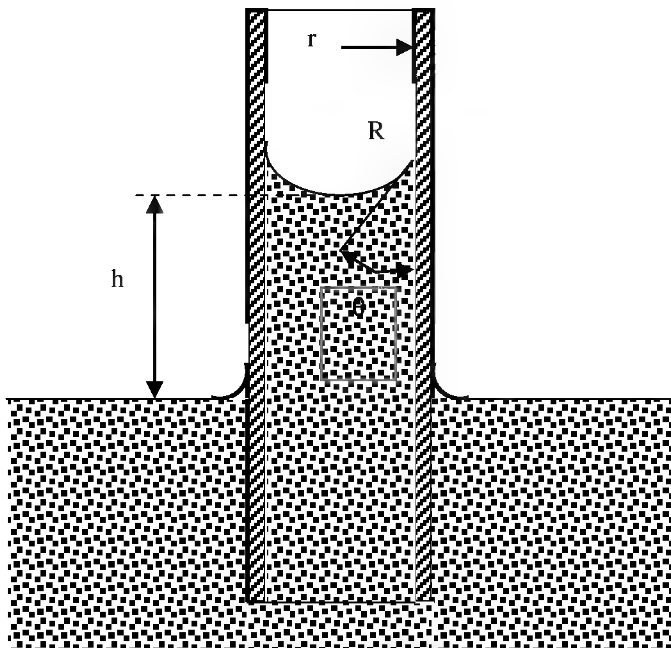


Рис. 5.10. **Величини, необхідні для розгляду капілярного підіймання води**

Розглянемо на конкретному прикладі судину ксилеми радіусом 20 мкм: згідно з формулою (5.33) вода в судині підійметься на висоту:

$$h = \frac{2 \cdot 72{,}8 \cdot 10^{-3} \, Н \cdot м^{-1} \cos 90^0}{998{,}2 кг \cdot м^{-3} \cdot 9{,}8 м \cdot с^{-2} \cdot 20 \cdot 10^{-6} \, м} = \frac{1{,}49 \cdot 10^{-5} \, м^2}{20 \cdot 10^{-6} (м)} = \; 0{,}745 \text{ м.}$$

Отже, додатковий тиск у судинах ксилеми не здатний забезпечити піднімання рідини в рослинах висотою більше одного метра. На великих відстанях переносом води керує об΄ємний потік, який забезпечується градієнтом тиску.

Кількісно цей об΄ємний потік води $J_в$ для циліндричних трубок, таких як клітини ксилеми радіусом r, описується *рівнянням Пуазейля* в диференційній формі:

$$J_в = \left(\frac{\pi r^4}{8\eta}\right)\left(\frac{\partial p}{\partial x}\right), \qquad (5.34)$$

де η – в′язкість рідини, $\frac{\partial p}{\partial x}$ - градієнт тиску.

З рівняння видно, що об′ємний потік суттєво залежить від радіуса трубки: якщо збільшити радіус удвічі, швидкість об′ємного потоку води збільшиться у $2^4 = 16$ разів. Таким чином, керований градієнтом тиску об′ємний потік води є домінуючим механізмом руху води на великі відстані.

Застосуємо рівняння Пуазейля для оцінки об′ємної швидкості протікання води через одиницю площі ($S = \pi r^2$) судини ксилеми, який у цьому разі визначається за виразом:

$$J_в/S = \left(\frac{r^2}{8\eta}\right)\left(\frac{\partial p}{\partial x}\right). \qquad (5.35)$$

Якщо середній потік води в ксилемі становить 10^{-3} м/с, коефіцієнт в′язкості води $\eta = 10^{-3}$ Па·с, а радіус ксилеми $r = 20$ мкм = $2{\cdot}10^{-5}$ м, то градієнт тиску, що задовольняє рівнянню (5.35), становитиме $\frac{\partial p}{\partial x} = -2{\cdot}10^4$ Н·м$^{-3}$ = $-2{\cdot}10^4$ Па·м$^{-1}$.

Зміна гравітаційного потенціалу на кожний метр висоти становить (як було встановлено в попередніх розділах) $\rho gh/h = 10^4$ Па = 10^{-2} МПа. Тобто, градієнт тиску спроможний перевищити силу тяжіння і підтримати рух води в ксилемі.

5.7.3. Флоема

Під час фотосинтезу відбувається перетворення світлової енергії на хімічну, яке супроводжується утворенням вуглеводів з вуглекислого газу. Хоча невелика кількість сполук вуглецю або *фотоасимілятів* іде на забезпечення процесів росту та метаболізму листя, основна кількість передається нефотосинтетичним органам та тканинам. Процес транспортування фотоасимілятів на довгі відстані називається *транслокацією.* Розподіл більшості органічних речовин (у першу чергу – фотоасимілятів) по рослині здійснюється завдяки *флоемі* – другої провідної системи рослини. Флоема являє собою тканину, що складається з кількох типів клітин. Але на відміну від

ксилеми провідні елементи флоеми містять протоплазму (рис. 5.9,*б*). Ці провідні елементи називають *ситоподібними клітинами* або *ситоподібними трубками*. Вони з´єднані в єдиний ланцюг, який утворює транспортування органічних речовин. Розчинені речовини переміщуються по флоемі – продукти фотосинтезу рухаються від листя до кореневої системи, тоді як цукри у протилежному напрямку, від кореневої системи до верхівки рослини.

5.7.4. Механізми транслокації по флоемі

Будь-яка теорія, яка б могла пояснити механізми транслокації фотоасимілятів та органічних речовин по флоемі, повинна враховувати та пояснювати структуру ситоподібних елементів флоеми, високу (50-250 см/г) швидкість транслокації на великі відстані, одночасне транспортування речовин у протилежних напрямках, початковий процес перенесення асимілятів з мезофільних клітин листка до ситоподібних елементів флоеми (*завантаження флоеми*), транспортування асимілятів по ситоподібних елементах та остаточне перенесення асимілятів із ситоподібних елементів до клітин запасаючих органів (*розвантаження флоеми*).

Найбільш вірогідною вважається *гіпотеза потоку під тиском* [Münch, 1930], яка базується на переносі маси розчиненої речовини від джерела до запасаючих органів за рахунок градієнта гідростатичного (тургорного) тиску в ситоподібних елементах (*див.* рис. 5.9). Завантаження флоеми відбувається завдяки транспортуванню цукрів від мезофілу через тонкі пучки, серединну жилку та листовий черешок до ситоподібних елементів флоеми. Збільшення концентрації розчинених речовин у цих елементах призводить до зменшенню водного потенціалу та відповідного осмотичного поглинання води з сусідньої ксилеми. Гідростатичний (тургорний) тиск на цьому кінці флоеми збільшується. В той же час, на протилежному кінці флоеми цукри покидають флоему, а вода повертається в ксилему. Тиск зменшується, а в цілому вздовж флоеми утворюється градієнт тиску, який обумовлює потік рідини від листя до коріння. Цей градієнт описується законом Пуазейля. На користь цієї гіпотези свідчать результати експериментального вимірювання гідростатичного тиску в ситоподібних елементах, який становить $2{\cdot}10^6$ Па [Нобел, 1973].

Ще одна гіпотеза [Fensom, 1975; Spanner, 1975] передбачає участь електроосмосу у транспортуванні речовин по флоемі (див. розділ 6.8.4 “ Коренева система “). Вважається, що рушійною силою

переміщення цукрів з однієї ситоподібної трубки в іншу через пори є транспорт іонів K^+, який супроводжується виникненням електричних полів на кожній ситоподібній пластинці. Існують ще гіпотези, що пояснюють механізми транспортування асимілятів по ситоподібних елементах - рух протоплазми, перистальтика (скорочення) клітинних стінок, мікроелектрокінез, поверхнево-активний рух та інші, але вони не достатньо переконливі [Люттге, Хигинботам, 1984].

Приклад

Визначити висоту піднімання води у капілярі грунту діаметром 10 мкм, якщо крайовий кут дорівнює нулю, а температура грунту становить 20 ^{0}C.

Розв´язання

Підставляємо числові дані у рівняння (4.38):

$$h = 2(72{,}8\cdot10^{-3}\ \text{Н/м}^2)(\cos0)/(998{,}2\ \text{кг/м}^3)(9{,}8\ \text{м/с}^2)(5\cdot10^{-6}\ \text{м}) = 2{,}98\ \text{м}.$$

Контрольне завдання

Чи здатний додатковий тиск у ксилемі дерева *Sequoia* забезпечити піднімання рідини на висоту 100 м, якщо густина рідини становить 10^3 кг/м^3, а коефіцієнт поверхневого натягу $70\cdot10^{-3}$ Н/м?

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Що називають тиском? В яких одиницях вимірюється тиск?
2. Сформулювати закон нерозривності потоку.
3. Написати та пояснити рівняння Бернуллі.
4. Які сили діють на кульку, що занурена у рідину?
5. Сформулювати умови випливання та седиментації.
6. Сформулювати закон Стокса. Для яких тіл він справедливий?
7. Сформулювати закон Пуазейля.
8. Що називається коефіцієнтом в‘язкості? В яких одиницях він вимірюється?
9. Як залежить в’язкість від температури?
10. Що характеризує критична швидкість? Від чого вона залежить?
11. Який тиск називають молекулярним (внутрішнім)? Пояснити механізм його виникнення.
12. Що таке поверхневий натяг?
13. Від чого залежить сила поверхневого натягу?
14. Дати визначення коефіцієнта поверхневого натягу. В яких одиницях він вимірюється?
15. Що називають додатковим тиском?
16. Написати та пояснити формулу Лапласа для циліндричного та сплющеного капілярів. Що таке R_1 та R_2 в формулі (5.23)?

6. ОСНОВИ ГЕМОДИНАМІКИ

Розділ біофізики, який вивчає причини, умови і механізми руху крові у замкненій системі кровоносних судин та описує цей рух на основі законів гідродинаміки, називається *гемодинамікою.*

6.1. Склад крові

Кров постачає кожній клітині воду, кисень, поживні речовини, гормони, а також одержує залишки продуктів метаболізму та передає їх органам виділення. Крім того, кров бере участь у регуляції температури організму – вона переносить тепло, що утворюється внаслідок життєдіяльності організму, від внутрішніх структур до поверхні тіла.

Кров – це непрозора в'язка суспензія, що складається із рідкої частини – *плазми* і завислих у ній кров'яних клітин, які називаються *форменими елементами* крові. Формені елементи крові складаються з еритроцитів, лейкоцитів і тромбоцитів. *Плазма* крові – рідка частина крові, яка складається з розчинених у воді солей, вуглеводів, білків і біологічно активних сполук.

Густина цільної крові коливається в межах $(1{,}035–1{,}055)\cdot 10^3$ кг/м^3; густина плазми становить $(1{,}025–1{,}034)\cdot 10^3$ кг/м^3; еритроцитів $(1{,}08–1{,}09)\cdot 10^3$ кг/м^3. В'язкість крові дорівнює $(4\text{-}5)\cdot 10^{-3}$ Па·с, а плазми – $1{,}7\cdot 10^{-3}$ Па·с за температури 20 ^{0}С; в'язкість крові та плазми залежить від *показника гематокриту* (об'ємного співвідношення формених елементів крові і плазми) та температури.

6.2. Система кровообігу. Рух крові по судинах

Кровоносна система тварин складається із сукупності судин різного діаметра, які утворюють замкнене коло. Типові параметри кровоносних судин наведено у табл.6.1.

6.1. Основні параметри кровоносних судин

Тип кровоносної судини	Кількість, тис.	Діаметр, мм	Площа, м^2	Лінійна швидкість руху крові, м·с$^{-1}$
Аорта	-	10,5	$86\cdot 10^{-6}$	$40\cdot 10^{-2}$
Кінцеві артерії	1,8	0,60	$28\cdot 10^{-8}$	$<10\cdot 10^{-2}$
Артеріоли	$4\cdot 10^{4}$	0,02	$31\cdot 10^{-11}$	$0{,}5\cdot 10^{-2}$
Капіляри	$7\cdot 10^{6}$	0,008	$50\cdot 10^{-12}$	$<0{,}1\cdot 10^{-2}$
Венули	$8\cdot 10^{4}$	0,03	$70\cdot 10^{-11}$	$<0{,}3\cdot 10^{-2}$
Кінцеві жилки	1,8	1,5	$1{,}75\cdot 10^{-6}$	$1\cdot 10^{-2}$
Вени	-	12,5	$12{,}2\cdot 10^{-5}$	$20\cdot 10^{-2}$

Згідно з законом Гагена-Пуазейля (формула (5.19)), об'єм кровотечії визначають за різницею тисків на початку і наприкінці системи судин і гідродинамічним опором *R*, який виникає внаслідок тертя крові о стінки судин:

$$R = (p_1 - p_2)/Q = 8l\eta / \pi R^4. \qquad (6.1)$$

Об'ємною швидкістю кровотечії Q називається об'єм υ крові, що проходить через судини за одиницю часу t :

$$Q = \upsilon / t. \qquad (6.2)$$

Одиниця вимірювання об'ємної швидкості кровотечії – *мл/с*.

Лінійною швидкістю кровотечії υ називається відношення об'ємної швидкості кровотечії Q до площі S поперечного перетину судини:

$$\upsilon = Q/S. \qquad (6.3)$$

Одиниця вимірювання лінійної швидкості кровотечії – *см/с*.

Величина Q залишається сталою для будь-якої ділянки кровоносної системи. Лінійна швидкість V залежить від площі поперечного перетину судини. Сумарна площа судин на рівні капілярів у 700÷800 разів перевищує площу перетину аорти, а далі, на рівні венул і вен ця площа зменшується.

Швидкість руху потоків крові через судини змінюється від максимального значення ($40 \cdot 10^{-2}$ м/с) в аорті до мінімального (близько 10^{-3} м/с) в капілярах; швидкість потоку крові у венах, перед тим, як досягнути серця, знову збільшується ($20 \cdot 10^{-2}$ м/с). Еволюцію швидкості руху крові у кровоносній системі наведено на рис.6.1.

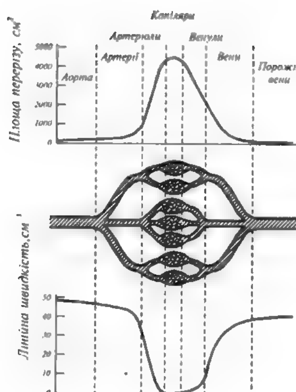


Рис. 6.1. **Еволюція зміни швидкості крові у кровоносній системі**

Коли велика судина розгалужується на декілька дрібних судин, закон Пуазейля вимагає, щоб для одержання того ж самого потоку загальна площа n судин має бути в $\sqrt{n}$ разів меншою площі великої судини. Дійсно, потік крові Q_1 в судині великого діаметра зв'язаний з потоками Q_2 крові в судинах меншого діаметра:

$$Q_1 = nQ_2 . \qquad (6.4)$$

Врахування рівняння нерозривності потоку приводить до виразу:

$$S_1 v_1 = nS_2 v_2. \qquad (6.5)$$

Використовуючи закон Пуазейля, отримаємо:

$$\pi R_1^4 \Delta p/8\eta l = \pi R_2^4 \Delta p/8\eta l. \qquad (6.6)$$

Звідки

$$\pi R_1^2 = \sqrt{n}\ \pi R_2^2; \qquad (6.7)$$

$$\sqrt{n}\ \pi R_1^2 = n\ \pi R_2^2; \qquad (6.8)$$

$$\sqrt{n}\ S_1 = nS_2. \qquad (6.9)$$

Швидкість потоку в дрібних судинах зменшується:

$$v_2 = \frac{v_1}{\sqrt{n}} . \qquad (6.10)$$

Рівняння Пуазейля можна застосовувати тільки до постійного потоку рідини по жорстких прямих трубках. Кровоносна система організму містить судини з еластичними стінками; кров являє собою складну суміш плазми і формених елементів. Отже потік крові і зміна тиску в судині не можуть описуватися рівнянням Пуазейля. Мірою відхилення реальної ситуації, що відбувається у кровоносній системі, від тієї, що описується рівнянням Пуазейля, є деяка безрозмірна стала α :

$$\alpha = R(\omega\rho/\eta)^{1/2}, \qquad (6.11)$$

де ω – частота коливань тиску в судині; ρ – густина рідини; η – в'язкість рідини.

Для артеріальної системи $\alpha \approx 6$, отже рівняння Пуазейля використовувати не можна; для дрібних кінцевих артерій $\alpha \approx 0,5$ і рівняння Пуазейля можна застосовувати. Для великих значень α профіль розподілу швидкості руху відрізняється від параболічної форми, яка притаманна малим значенням α (рис.6.3). Типові динамічні характеристики кровоносних судин наведено у табл.6.3.

6.2. Типові динамічні характеристики кровоносних судин

Судина	Діаметр, мм	Об'емна швидкість кровотечії, мл/с	Лінійна швидкість, см/с	Число Рейнольдса	Стала α
Висхідна частина аорти	31	107	18	1500	21
Черевна частина аорти	18	33	14	640	12
Сонна артерія	5,9	6,5	14	217	4,2
Ниркова артерія	6,2	12	40	700	4
Клубова зовнішня артерія	8,2	6,3	12	260	5,8
Стегнова артерія	6,4	2,5	12	200	4
Велико гомілкова задня артерія	3,8	0,17	3,5	35	2,7

Аналіз цих характеристик свідчить про те, що із зменшенням діаметра судин різко зменшується число Рейнольдса. Рух крові по більшості великих судин ламінарний; лише на початку аорти (у великих тварин) та в місцях розгалуження великих судин можлива турбулентна течія.

Кров є неньютонівська рідина і з цим пов'язані певні відміни потоку крові від потоку такої ньютонівської рідини як вода. Якщо простежити рух води через трубки різних діаметрів, можна впевнитися, що в'язкість води у цьому разі не змінюється. Кров набуває меншої в'язкості при проходженні судин меншого діаметра

(рис.6.4). Пояснити залежність в'язкості від діаметра судини можна тим, що градієнт швидкості примушує еритроцити концентруватися вздовж осі потоку. За рахунок цього біля стінок судини утворюються шари крові з меншою в'язкістю, причому розміри цих шарів стають значними відносно загального перетину трубки із зменшенням радіуса судини.

Приклад

Середній об'ємний потік крові, що рухається в артеріальній системі, становить $8{,}5{\cdot}10^{-5}$ м^3/с, а площа поперечного перерізу аорти становить 10^{-4} м^2. Знайти лінійну швидкість руху крові в аорті і середню кінетичну енергію, яка приходиться на одиницю об'єму крові. Густина крові 1052 кг/м^3.

Розв'язання

Лінійну швидкість можна знайти з рівняння (6.3):

$$V = \frac{Q}{S}.$$

Підставляємо числові дані:

$$V = \frac{8{,}5 \cdot 10^{-5}\text{м}^3 \cdot \text{с}^{-1}}{10^{-4}\text{м}^2} = 8{,}49 \cdot 10^{-1}\text{м / с}.$$

Середню кінетичну енергію можна визначити за виразом:

$$E_к = \frac{1}{2} \cdot \rho \cdot V^2,$$

Підставляємо числові дані:

$$E_к = \frac{1}{2} \cdot 1052\text{кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot (8{,}49 \cdot 10^{-1}\text{м} \cdot \text{с}^{-1})^2 = 379\text{Дж}.$$

6.3. Фізичні принципи вимірювання швидкості осідання еритроцитів

Основну масу формених елементів крові становлять *еритроцити* – червоні кров'яні тільця.

Еритроцити містять гемоглобін – складний білок, що переносить кисень від легень до тканин та вуглекислий газ від тканин до органів дихання.

Завдяки гемоглобіну колір еритроцитів червоний.

Еритроцити ссавців мають форму двоввігнутого диска (Рис.6.2.) – така форма забезпечує максимальну площу поверхні за даного об'єму, що важливо з точки зору оптимального обміну киснем з довкіллям. Кількість еритроцитів у крові становить $2–3 \cdot 10^{13}$ для дорослої людини та $5–9 \cdot 10^{13}$ для свійської тварини; типовий діаметр диска еритроцита варіює в межах 6–8 мкм у людини та 4–8 мкм у тварин.



Рис. 6.2. **Тороїдальна форма еритроцита**

У кровоносних судинах еритроцити рухаються радіально-кільцевим способом; орієнтацію еритроцитів відносно перетину судини наведено на рис. 6.3. Крива розподілу швидкостей руху еритроцитів відрізняється більш плоским профілем у центрі судини і крутішим біля стінок. Під час руху у зсувному потоці еритроцити перевертаються; у цьому разі, залежно від швидкості зсуву, вони можуть зазнавати деформації, набуваючи овальної чи поздовжньої форми за рахунок зіткнень між собою та зі стінками.

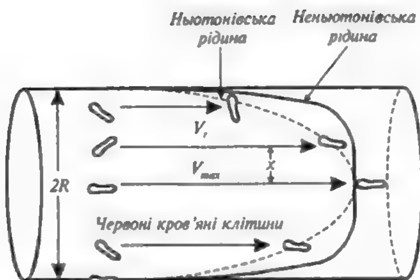


Рис. 6.3. **Орієнтація еритроцитів відносно перерізу судини**

Швидкість осідання еритроцитів (ШОЕ) у разі наближення їх до сферичної форми (табл. 6.3) визначається за формулою (5.21).

6.3. Результати приведення еритроцитів до сферичної форми

Діаметр еритроцита, мкм	Діаметр приведеного до сфери еритроцита, мкм
5,5	3,60
7,5	4,94
9,5	6,24

Типові значення ШОЕ становлять 15-20 мм/год для чоловіків, 20-30 мм/год для жінок та 2-13 мм/год для дітей.

Швидкість осідання еритроцитів υ пов'язана із в'язкістю крові η

залежністю:

$$\upsilon \approx \frac{1}{\eta}. \qquad (6.12)$$

Коефіцієнт в’язкості рідини у свою чергу залежить від температури:

$$\eta = a \cdot e^{\frac{b}{T}}, \qquad (6.13)$$

де a і b – константи; T – абсолютна температура.

Отже, з урахуванням формул (6.12) та (6.13) можна довести, що швидкість осідання еритроцитів у в’язкій рідині (крові) також залежить від температури:

$$\upsilon = a \cdot e^{bT}. \qquad (6.14)$$

Зміна швидкості осідання частинок під час зміни температури визначається з виразу:

$$\ln \upsilon_2 - \ln \upsilon_1 = b\left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2}\right). \qquad (6.15)$$

Вимірювання ШОЕ дає можливість оцінити процеси, що спричинюють підвищення температури організму. Якщо температура тіла збільшується, в’язкість зменшується, а швидкість осідання еритроцитів збільшується. Збільшення швидкості осідання еритроцитів зумовлюється запальними процесами, гострими інфекційними хворобами, хронічними локалізованими інфекціями (абсцесами), травмами, злоякісними пухлинами, станом вагітності. Особливо процедура вимірювання ШОЕ доцільна у разі таких захворювань, як темпоральний артрит, коли значення ШОЕ досягають 100 мм/год.

Приклад

Визначити швидкість осідання еритроцитів діаметром 5,5 мкм, якщо в’язкість плазми за температури 15°С становить 0,00228 г/см·с. Густина одиничного еритроцита $\rho_{ер}$ = 1,09 г/см^3, густина плазми $\rho_{пл}$ = 1,03 г/см^3.

Розв´язання

Використовуючи дані табл. 6.3, знайдемо, що еритроциту діаметром 5,5 мкм відповідає сфера діаметром 3,6 мкм. Швидкість осідання еритроцитів під час наближення їх до сферичної форми визначається за формулою:

$$\upsilon_{сед} = \frac{2}{9} \cdot \frac{r^2 \cdot g}{\eta} \cdot (\rho_{ер} - \rho_{пл}).$$

Підставляємо числові значення:

$$\upsilon_{сед} = \frac{2}{9} \frac{(1{,}8 \cdot 10^{-6}\,м)^2\, 10\,\frac{м}{с^2} \cdot (1{,}09 - 1{,}03) \cdot 10^3\,\frac{кг}{м^3}}{0{,}0228 \cdot 10^{-1}\,\frac{кг}{м \cdot с}} = 1{,}895 \cdot 10^{-7}\,\frac{мм}{с} = 0{,}6822\,\frac{мм}{год}.$$

Контрольне завдання

Визначити швидкість осідання еритроцитів діаметром 9,5 мкм, якщо в'язкість плазми за температури 27 °С становить 1,42 сП. Густина одиничного еритроцита $\rho_{ер}$ = 1,09 г/см^3, густина плазми – $\rho_{пл}$ = 1,03 г/см^3.

Відповідь: 3,34 мм/год.

Контрольне завдання

Використовуючи дані, що наведені в табл.5.1 і табл.6.4, визначити швидкість осідання еритроцитів діаметром 9,5 мкм при температурі 20°С.

Відповідь: 2,74 мм·г$^{-1}$.

6.4. Фізичні методи дослідження крові

Прямі вимірювання діаметру еритроцитів. Еритроцити на забарвленій плівці освітлюються так, що їх зображення проецюється на екран із збільшенням у 1000 разів. Недоліком методу є довготривалість процесу вимірювань.

Дифракційні методи визначення середнього діаметра еритроцитів. Метод базується на огинанні світловим променем еритроцита і спостереженні дифракційної картини, що складається з концентричних кілець. Діаметр цих кілець залежить від розмірів еритроциту і відстані між об'єктом та джерелом світла. Прилад складається з двох телескопічних циліндрів; зовнішній містить джерело світла, а внутрішній - плівку з еритроцитами та калібровані отвори певного діаметра. Спостерігач пересуває внутрішній циліндр, доки діаметр дифракційної картини не зрівняється з діаметром каліброваного отвору. Значення середнього діаметра еритроцита нанесені на ручці, за допомогою якої пересувається внутрішній циліндр.

Вимірювання швидкості осідання еритроцитів. При вилученні крові з кровоносних судин варто уваги вивчення швидкості осідання еритроцитів (*ШОЕ*). Відповідно рівнянню (6.15), швидкість осідання частинок у в'язкій рідині залежить від температури. Якщо

температура тіла збільшується, в'язкість зменшується, а швидкість осідання еритроцитів збільшується. Збільшення швидкості осідання еритроцитів обумовлюється запальними процесами, гострими інфекційними захворюваннями, хронічними локалізованими інфекціями (абсцесами), травмами, злоякісними пухлинами, станом вагітності.

Оцінка кількості еритроцитів в одиниці об'єму. Чим більша кількість еритроцитів в одиниці об'єму, тим менша швидкість осідання еритроцитів. Оцінка кількості еритроцитів у крові можлива за допомогою лічильних камер або електронних приладів. Для використання лічильної камери кров розбавляють у співвідношенні 1:100 або 1:200. Зразок розбавленої крові розміщують на предметному столику мікроскопа і аналізують.

Принцип дії електронного приладу для визначення кількості кров'яних клітин заснований на вимірюванні електричного опору крові за допомогою двох електродів, занурених у цю кров. Електропровідність крові залежить від кількості і розмірів формених елементів крові, причому кров'яні клітини мають значно більший опір, ніж плазма крові; можна вважати, що опір крові корелює з показником гематокриту. Звичайно, такий прилад вимагає попереднього калібрування щодо концентрації і розмірів кров'яних клітин, а також типу тварин, кров яких досліджується.

Електронний лічильник (рис.6.4.) складається з двох судин - широкої *1*, яка містить кров, і вузької *2*, що занурена у кров. Вузька судина має вузенький отвір *3*, через який проходять кров'яні клітини за рахунок деякого розрядження повітря, що створюється помпою *4*. Система обладнана електродами *5*, які з'єднані з приладом *6* для вимірювання електропровідності.

Крім того, вузька судина зв'язана з ртутним манометром *7*. Під час проходження кров'яної клітини через вузенький отвір відбувається короткочасне замикання електричного ланцюга, внаслідок чого вимірювач електропровідності генерує імпульс, амплітуда якого залежить від об'єму клітини. Ці імпульси аналізуються амплітудним дискримінатором *8*, який реагує лише на імпульси певної амплітуди, після чого вони проходять (або ні) через імпульсний затвор *9*, який відкритий при замиканні ртутним стовпчиком манометра електрода *10* і закритий, якщо замикається електрод *11*. Таким чином відбувається кількісна оцінка об'єму кров'яних клітин, що пройшли через вузенький отвір і змінили тиск у судині *2*.

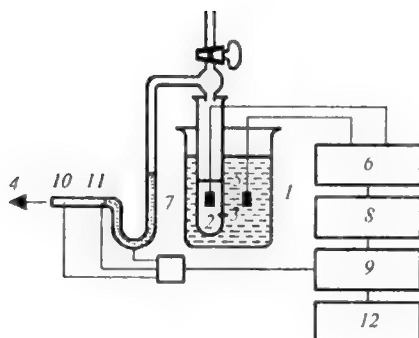


Рис. 6.4. **Електронний лічильник**: 1 — широка судина, що містить кров; 2 — вузька судина, занурена у кров; 3 — вузенький отвір у вузенькій судині, через який проходять кров'яні клітини за деякого розрідження повітря, що створюється помпою 4;— електроди, з'єднані з приладом для вимірювання електропровідності; 7 — ртутний манометр; — амплітудний дискримінатор;— імпульсний затвор; 10 і 11 — електроди; 12 — лічильник

Ще один метод визначення кількості кров'яних клітин базується на мікроскопії темного поля (рис.7.4). Розбавлена кров *1* проходить через тонку трубку *2*, яка освітлюється конусоподібним променем, що утворюється лампою *3* і конденсором темного поля (лінзи *4* і діафрагма *5* з кільцевою апертурою). Якщо в трубці відсутні кров'яні клітини, світло через трубку не проходить. При наявності в трубці кров'яної клітини світло розсіюється на ній, за рахунок чого утворюється світлове зображення клітини на темному полі. Це світлове зображення попадає через лінзу *6* і діафрагму *7* на фотоелектронний підсилювач *8*.

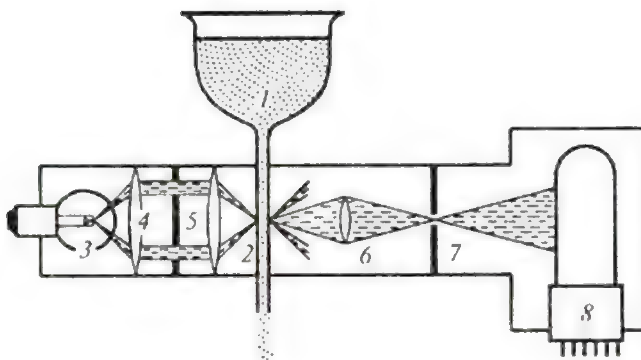


Рис. 6.5. **Метод визначення кров'яних клітин на основі мікроскопії темного поля**: 1 – розбавлена кров; 2 – тонка трубка; 3 –лампа; 4 – лінза; 5 – діафрагма з кільцевою апертурою; 6 – лінза; 7 – діафрагма; 8 – фотоелектронний підсилювач

Визначення гематокриту. Техніка ультрацентрифугування дає можливість розділити кров на три фракції: на дні кювети розміщуються еритроцити; далі розташований шар лейкоцитів і тромбоцитів; у верхній частині кювети міститься плазма крові.

Таким чином можна визначити відносну кількість складових частин крові і гематокрит.

На рис.7.5 наведено результати ультрацентрифугування крові собаки: тут кювета *A* містить кров собаки, яка страждає на анемію (об'єм еритроцитів становить 29 мм) і лейкоцитозом (шар завдовжки 4 мм, колір якого змінюється від білого до сірого). Кювети *B* і *C* демонструють діапазон нормальних рівнів еритроцитів і лейкоцитів.



Рис. 6.6.. **Результати застосування техніки ультрацентрифугування крові собаки** (пояснення в тексті)

Показник гематокриту може бути визначений за допомогою номограми, на тлі якої розмішують капіляр з компонентами крові, отриманими після ультрацентрифугування.

6.5. Фізичні принципи захворювань кровоносних судин

Захворювання крові та ураження стінок кровоносних судин можуть бути пов'язані із зміною концентрації еритроцитів та їх посиленою агрегацією, що призводить до підвищення в'язкості крові. Зміна кількості еритроцитів у загальному об'ємі крові сприяє захворюванню тварин. Так, збільшення кількості еритроцитів викликає *поліцитемію* – значне збільшення еритроцитів у крові, яке може викликати у великої рогатої худоби збільшення гематокриту (сумарного об'єму формених елементів крові відносно всього об'єму крові) від 35% (норма) до 71% та кількості еритроцитів від 5-7,5 до 20-24 млн/мм^3. Зменшення кількості еритроцитів або концентрації гемоглобіну в одиниці об'єму крові призводить до такого захворювання як *анемія*, що супроводжується зменшенням кількості еритроцитів і зниженням вмісту гемоглобіну в одиниці об'єму крові. У тварин анемія викликається втратами крові через кровотечії, дії паразитів, прискорення руйнування еритроцитів або сповільнення *еритропоеза* (процесу утворення еритроцитів). У випадку *серпоподібно-клітинної анемії* спостерігають істотне підвищення в'язкості крові при великих швидкостях зсуву. Зовнішній вигляд порушеної форми еритроцитів внаслідок серподібно-клітинної анемії наведено на рис.6.7. Викликається це захворювання наявністю в еритроцитах патологічних гемоглобінів.



Рис.6.7.. **Вигляд порушеної внаслідок серпоподібно-клітинної анемії форми еритроцитів**



Рис. 6.8. **Агрегація еритроцитів**

Багато захворювань пов'язано з посиленням агрегації еритроцитів у вигляді так званих монетних стовпчиків або складніших конгломератів (рис.6.8).

Руйнування оболонки еритроцитів та вихід із них гемоглобіну у плазму називається *гемолізом.* Причиною цього явища можуть бути хімічні речовини, механічні подразнення, зміна осмотичного тиску, дія випромінювання рентгенівського або ультрафіолетового діапазонів, процедура переливання крові.

Розглянемо фізичні принципи захворювань кровоносних судин, пов'язаних з ущільненням судини за рахунок утворення на внутрішній стінці кров'яних згустків, або дифузним розширенням отвору внаслідок патологій стінок. Ці захворювання можуть бути розглянуті на основі рівнянь ідеальної рідини.

Тромбоз. Утворення ущільнених мас крові або лімфи, що зсілися, в кровоносній системі призводить до зменшення перерізу судини. Це зменшення величини перерізу S судини супроводжується збільшенням швидкості υ течії крові у місцях меншого перерізу (рис. 6.9, *а*) згідно з рівнянням нерозривності потоку $S = \dfrac{\text{const}}{\upsilon}$; збільшення швидкості υ течії призводить до зменшення статичного тиску p відповідно до рівняння Бернуллі $p + \dfrac{\rho \cdot \upsilon^2}{2} = \text{const}$. Зменшення цього тиску нижче певного рівня призводить до закупорки судини. Але через це кінетична енергія крові, що рухається, збільшується, і отвір судини збільшується. Виникають коливання стінок кровоносної судини, які спричинюють болісні відчуття.

Аневризма. У разі розширення перерізу S судини внаслідок патоморфологічних змін у стінках (рис. 6.9, *б*) швидкість течії υ зменшується (рівняння нерозривності потоку), але статичний тиск p збіль-шується (рівняння Бернуллі). Цей надлишковий тиск може призвести до крововиливу.

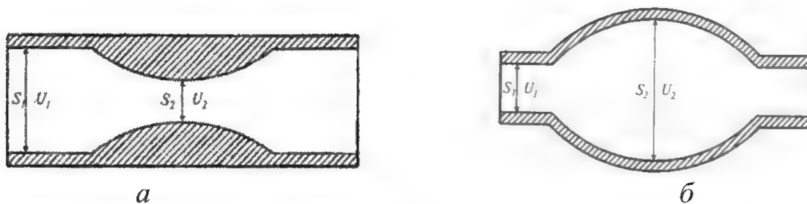


Рис. 6.9. **Фізичні принципи захворювань кровоносних судин**: *а* – звуження кровоносної судини внаслідок тромбозу; *б* – розширення перерізу кровоносної судини внаслідок аневризми

Приклад

На скільки зменшиться тиск крові в артерії при досягненні нею місця, де артерія звужується за рахунок атеросклеротичних явищ до 1/5 площі нормального перерізу. Нормальний тиск крові в артерії 100 мм рт.ст., швидкість руху крові 0,10 м/с.

Розв'язання

Запишемо рівняння Бернуллі для артерії перерізом S_1, яка звужується до перерізу S_2:

$$p_1 + \frac{\rho \cdot \upsilon_1^2}{2} = p_2 + \frac{\rho \cdot \upsilon_2^2}{2},$$

$$\Delta p = p_1 - p_2 = \frac{\rho}{2} \cdot (\upsilon_2^2 - \upsilon_1^2).$$

Згідно закону нерозривності потоку

$$S_1 \cdot \upsilon_1 = S_2 \cdot \upsilon_2,$$

або

$$\upsilon_2 = 5 \cdot \upsilon_1.$$

Комбінуючи останні рівняння, отримаємо:

$$\Delta p = 12 \cdot \rho \cdot \upsilon_1^2 = 12 \cdot 1000\, кг/м^3 \cdot (0{,}10\, м/с)^2 = 120\, Па.$$

Враховуючи, що нормальний тиск крові в артерії складає p = 100 мм рт.ст., визначимо тиск p_1 як:

$$p_1 = \rho \cdot g \cdot h = 136000 кг \cdot м^{-3} \cdot 10 м \cdot с^{-2} \cdot 0{,}1 м = 13600 Па.$$

Відносне зменшення тиску дорівнюватиме:

$$\frac{\Delta p}{p} = \frac{120}{13600} \cdot 100 = 0{,}88\%.$$

Газова емболія. У кровоносній судині, в якій з певних причин (конденсація газу, поранення або травми кровоносних судин, оперативні втручання) утворилась бульбашка газу, за рахунок потоку форма бульбашки спотворюється (ліва й права півсфери мають різні за величиною радіуси кривизни) (рис. 6.10). Отже, згідно з рівнянням Лапласа (5.31), додаткові тиски, зумовлені поверхневим натягом рідини на лівій та правій межах поділу, будуть відрізнятися. Різниця тисків може призвести до порушення кровопостачання, розриву або закупорки судини. Цей патологічний процес називається *газовою емболією.*

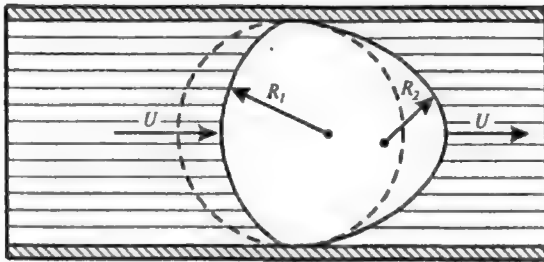


Рис. 6.10. **Виникнення газової емболії за руху крові в судині, що зумовила деформацію бульбашки газу** ($R_1 \neq R_2$), **різницевий тиск і розрив судини**

Приклад

Визначити, у скільки разів зміниться додатковий тиск, зумовлений поверхневим натягом крові на лівій і правій межах поділу повітряної бульбашки, яка виникає під час газової емболії, якщо лівий радіус кривизни збільшився, а правий – зменшився на 25% (рис.4.16).

Розв´язання

Використовуючи формулу Лапласа, визначимо додатковий тиск, що виникає на лівій і правій межах поділу:

$$\Delta p_л = \pm \frac{2 \cdot \alpha}{R + \Delta R}, \qquad \Delta p_п = \pm \frac{2 \cdot \alpha}{R - \Delta R}.$$

Відношення додаткових тисків становить:

$$\frac{\Delta p_л}{\Delta p_п} = \frac{R + \Delta R}{R - \Delta R} = \frac{R \cdot (1 + \frac{\Delta R}{R})}{R \cdot (1 - \frac{\Delta R}{R})} = \frac{1 + \frac{\Delta R}{R}}{1 - \frac{\Delta R}{R}}.$$

Підставляємо числові значення:

$$\frac{\Delta p_л}{\Delta p_п} = \frac{1 + 0{,}25}{1 - 0{,}25} = 1{,}67.$$

Контрольне завдання

Середній радіус альвеоли в легенях становить близько $5\cdot10^{-5}$ м. Визначити додатковий тиск, зумовлений кривизною альвеоли, якщо коефіцієнт поверхневого натягу плазми $50\cdot10^{-3}$ Н/м.

Відповідь: $2\cdot10^{3}$ Н/м^2.

6.6. Робота серця

Повна робота, яка виконується серцем під час перенесення 1 см^3 крові, залежить від зміни (рис. 6.11): висоти $m\cdot g\cdot(h_2-h_1)$, тисків $(m/\rho)\cdot(p_2-p_1)$ та швидкостей течії крові $\frac{1}{2}\cdot m\cdot(\upsilon_2^2-\upsilon_1^2)$, тобто:

$$A=A_1+A_2+A_3=m\cdot g\cdot(h_2-h_1)+\frac{m}{\rho_0}\cdot(p_2-p_1)+\frac{1}{2}\cdot m\cdot(\upsilon_2^2-\upsilon_1^2). \quad (6.16)$$

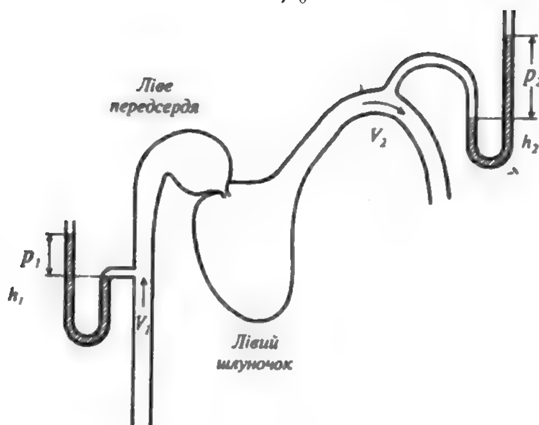


Рис. 6.11. **Схема лівої частини серця**: V_1, p_1, h_1 – швидкість руху, тиск і висота знаходження крові, що входить у серце; V_2, p_2, h_2 – ті самі величини для крові, що залишає серце

Припустимо, що різниця висот між шлуночком і артеріальною дугою дорівнює 0,15 м, швидкість руху крові на цій ділянці становить 0,4 м/с, а густина – 10^3 кг/м^3. Початкова швидкість скорочення м'язів дорівнює нулю. Зазначимо, що артеріальний тиск у здорової людини змінюється від 80 мм рт. ст. (*діастола* – розширення порожнин серця та їх наповнення кров'ю) до 120 мм рт. ст (*систола* – скорочення м'язів серця після розслаблення, що супроводжується нагнітанням крові в артеріальну систему). Однак мінімальний тиск, що встановлюється в артеріях, призводить до закриття аортального клапана, коли тиск дорівнює нулю. Отже, різниця тисків становить Δp = (120 мм рт. ст. – 0) = $1{,}6\cdot10^4$ Н/м^2.

Повна робота, що виконується серцем під час перенесення 1 см^3 крові, становить:

$$A = A_1 + A_2 + A_3 = m \cdot g \cdot (h_2 - h_1) + \frac{m}{\rho_0} \cdot (p_2 - p_1) + \frac{1}{2} \cdot m \cdot (\upsilon_2^2 - \upsilon_1^2) =$$

$$= 10^{-3} \cdot 9{,}8 \cdot (0{,}15) + \frac{10^{-3}}{10^3} \cdot (\frac{120-80}{760} \cdot 1{,}013 \cdot 10^5) + \frac{1}{2} \cdot 10^{-3} \cdot (0{,}4^2 - 0) = 0{,}01755 \text{ Дж.}$$

Робота серця за одне скорочення, за якого переноситься 60 см^3 крові, становить:

$$A = 1,755 \cdot 10^{-2} \text{ Дж} \cdot 60 = 1{,}053 \text{ Дж.}$$

До цієї роботи слід додати роботу правого шлуночка, який накачує кров у легеневу артерію, забезпечуючи тиск близько 20 мм рт. ст. ($2{,}7 \cdot 10^3$ Н/м^2), або 1/6 артеріального тиску.
Загальна робота, яку виконує серце за одне скорочення, дорівнює:

$$A_{заг} = (1 + 1/6) \text{ Дж} = 1{,}23 \text{ Дж.}$$

За добу серце виконує (за пульсу 60 хв$^{-1}$) 24·3600 = 86400 ударів; робота серця за добу становить:
$A_д \approx 10^5$ Дж.

З урахуванням того, що тривалість систоли близько 0,3 с, середня потужність серця за час одного скорочення становить:

$$N = \frac{A_{заг}}{t} = 4{,}1 \text{ Вт.}$$

Приклад

Визначити роботу серця, якщо різниця висот між шлуночком і дугою аорти становить 15 см, швидкість течії крові у цій точці дорівнює 40 см·с$^{-1}$, густина крові – 1 г·см$^{-3}$. Прийняти початкову швидкість перед сістолою рівною нулю, артеріальний тиск протягом діастоли – 80 мм рт.ст., протягом сістоли – 120 мм рт.ст.

Розв'язання

Підставляємо числові дані у рівняння (6.17):

$$A = 10^{-3} \cdot 9{,}8 \cdot (0{,}15) + \frac{10^{-3}}{10^3} \cdot (\frac{120-80}{760} \cdot 1{,}013 \cdot 10^5) + \frac{1}{2} \cdot 10^{-3} \cdot (0{,}4^2 - 0) = 0{,}01755 \text{Н} \cdot \text{м.}$$

Якщо припустити, що середній об'єм крові, що переноситься за один удар становить 60 см^3, то робота по переносу цього об'єму буде дорівнювати:

$$A' = A \cdot 60 \cong 0{,}01755 \cdot 60 = 1{,}053\text{Н} \cdot \text{м}.$$

Тиск у правому шлуночку становить 20 мм рт.ст. або 1/6 тиску в аорті.

Таким чином, повна роьота, що виконується серцем за один удар, становить:

$$A'' \cong 10^5 \text{ Дж}.$$

З урахуванням того, що тривалість сістоли дорівнює близько 0,3 с, середня потужність серця за одне скорочення складає:

$$N = A''/t = 4{,}1 \text{ Вт}.$$

Контрольне завдання

Визначити роботу, яку виконує серце коня за добу, якщо артеріальний тиск протягом діастоли становить 70 мм рт. ст., а протягом систоли – 130 мм рт. ст. Середній об'єм крові, що переноситься за один удар, дорівнює 850 мл, а середня швидкість течії крові – 0,5 м/с. Припустити, що порожня вена та аорта знаходяться на одному рівні ($h_1 = h_2 = 0$).

Відповідь: $5{,}9 \cdot 10^5$ Дж.

6.7. Тиск крові

6.7.1. Артеріальний тиск

Роботу серця забезпечує *артеріальний тиск*, який діє на стінки артерій і зумовлений рівнем стискування крові. Тиск, що виникає під час скорочення серця, називається *систолічним*; тиск, що виникає після розслаблення серця, називається *діастолічним*. Артеріальний тиск вимірюється у мм рт.ст. і позначається як відношення систолічного тиску до діастолічного. Залежність тиску крові від часу в процесі роботи серця зображена на рис. 6.12. Видно, що коливання тиску відбуваються від практично нульового рівня до 120 мм рт.ст. Різниця між систолічним і діастолічним тиском являє собою *пульсовий тиск*. Типові значення систолічного, діастолічного і пульсового тисків у кровоносній системі тварин наведено у табл. 6.4.

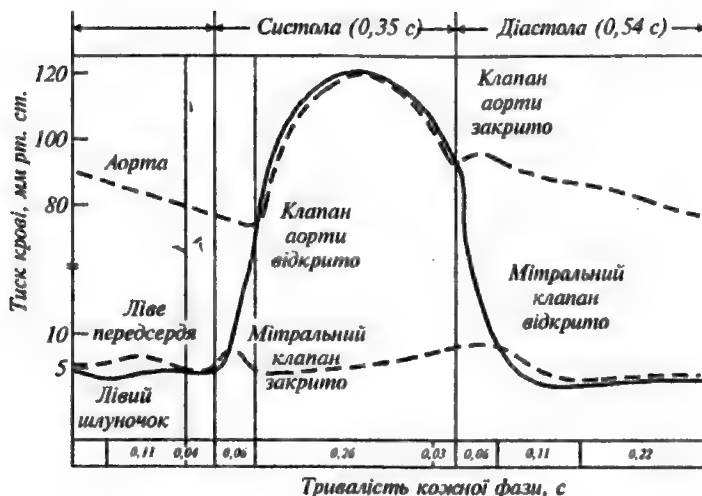


Рис. 6.12. **Залежність тиску крові від часу в процесі роботи серця**

6.4. **Типові значення тисків у кровоносній системі людини**

Вік	P_{max}, мм рт.ст.	P_{min}, мм рт.ст.	ΔP, мм рт.ст.
Новонароджений	80	46	34
10	103	70	33
20	120	80	40
40	126	84	42
60	135	89	46

6.7.2. Вимірювання тиску крові

Розглянемо два методи вимірювання тиску крові.

Неінвазивний метод полягає у прослуховуванні шумів, що утворюються пульсовими хвилями. Між плечем і ліктем накладають манжету, в яку накачують повітря. Коли в променевій артерії припиниться течія крові, пульс зникає і процес накачування припиняють. Потім повітря випускають за допомогою вентиля. Цей етап супроводжується зменшенням тиску. Коли тиск стає рівним систолічному, кров проштовхується крізь артерію і в ній утворюється турбулентна течія, яка супроводжується шумами – так званими *тонами Короткова*. Подальше зниження тиску викликає відновлення ламінарної течії і зникнення шумів. Показання манометра в цей момент відповідають діастоличному тиску. Шуми в артерії контролюють за допомогою *стетоскопа (фонендоскопа)*.

Середній тиск визначають так:

$$\langle p \rangle = \frac{p_c + p_д}{2}, \qquad (6.17)$$

де p_c і $p_д$ – систолічний і діастолічний тиски відповідно.

Більш точний вираз для визначення середнього тиску, що враховує тривалість пульсової хвилі, має вигляд:

$$\langle p \rangle = \frac{1}{3}\ (p_c +\ p_д) + p_д. \qquad (6.18)$$

Неінвазивний метод точний, безболісний і зручний у користуванні. Але він страждає від можливих суб'єктивних помилок під час вимірювання понижених тисків. Крім того, цьому методу бракує інформації щодо форми пульсової хвилі.

Прямий метод передбачає безпосереднє введення в кровоносну судину голки або спеціалізованої трубки - *катетера*. Сучасна технологія вимірювання тиску на основі прямого методу базується на уведенні катетера в судину, що розташована поблизу шкіри, або в артерію чи вену, інколи - навіть в саме серце. Катетер мусить бути коротким, жорстким і не роздуватися від потоків крові, щоб запобігти помилок під час вимірювання тиску. Для запобігання зсідання крові або газової емболії катетер заповнюють сольовим розчином. Потік розчину з коагулянтом (речовиною, що спричинює укрупнення частинок) утворюється за допомогою еластичної сумки, що заповнюється повітрям. Коли катетер вводять у вену, потік крові направляється за допомогою клапана до перетворювача тиску, пов'язаного з системою реєстрації тиску (рис.6.13).

Перевагою прямого методу є можливість безперервного контролю форми пульсової хвилі і більш висока точність вимірювань порівняно з неінвазивним методом. До недоліку методу слід віднести втручання катетера в кровоносну систему пацієнта, що призводить до болісних відчуттів та травми.

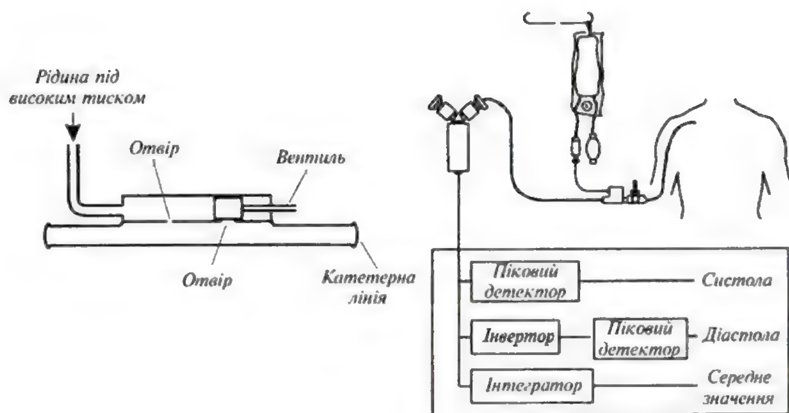


Рис.6.13. **Катетер та система його введення в кровоносну судину**

6.7.3. Сучасні прилади для вимірювання тиску

Прилад для вимірювання артеріального тиску називається *тонометром* (або *сфігмоманометром*).Тонометри діляться залежно від принципу роботи на механічні, напівавтоматичні, автоматичні. Напівавтоматичні тонометри відрізняються від автоматичних моделей тим, що для вимірювання тиск необхідно самостійно підкачувати повітря в манжету приладу за допомогою груші (рис. 6.14,*а*). Повністю автоматичні електронні тонометри мають компресор, який нагнітає потрібний тиск у манжеті.

Принцип роботи приладу такий: коли тиск в манжеті перевищує тиск крові, манжета перетискує артерію, потік крові призупиняється. При зниженні тиску в манжеті артерія відкривається, струм крові по артерії поновлюється. При малому просвіті артерії завихрення крові створюють шуми Короткова. Коли артерія повністю відкрита, шуми зникають. Електронна схема реєструє коливання тиску повітря в манжеті (осциляції) і трансформує їх у цифрові значення.

Рис.6.14. **Напівавтоматичний тономе** **підкачувати повітря в манжету при.** зовнішній вигляд тонометра; *б* – схе вимірювання тиску крові: 1, 2, 3 — підсил 5 – регульоване постачання повітря; 6 – к датчик тиску; 9 – вимірювач рівня тиску; 1

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Пояснити, чому еритроцит має тороїдальну форму?
2. Що називають середнім об'ємним потоком рідини,що рухається в трубці?
3. Пояснити фізичні принципи вимірювання швидкості осідання еритроцитів.
4. Від чого залежить робота серця?
5. Пояснити фізичні принципи захворювання тромбозом.
6. Пояснити фізичні принципи захворювання аневризмою.
7. Пояснити фізичні принципи захворювання газовою емболією.
8. До чого призводить підвищення поверхневого натягу на поверхні легень?

7. АЕРОДИНАМІКА

Аеродинаміка – це розділ фізики, який вивчає закони руху повітря (або іншого газу) та сили, що виникають на поверхні тіл, відносно яких відбувається цей рух.

7.1. Фізика частинок

Частинки – це окремі порції твердої, рідкої або газоподібної речовини, розміри яких перевищують 1 нм.

Течія в'язкої рідини може бути *ламінарною* (якщо шари рідини, що рухається, не перемішуються), або *турбулентною* (при перемішуванні шарів).

Режим течії рідини характеризується *числом Рейнольдса*, що визначається за формулою:

$$Re = \frac{\upsilon \cdot \rho \cdot D}{\eta}, \qquad (7.1)$$

де η – в'язкість рідини; ρ – густина рідини; D – діаметр трубки.

Перехід від ламінарної течії до турбулентної визначається за допомогою *критичного числа Рейнольдса* $Re_{кр}$: якщо $Re < Re_к$, течія ламінарна; при $Re > Re_к$ течія турбулентна. Наприклад, для течії в΄язкої нестисливої рідини в циліндричній трубі $Re_к = 2300$. Ламінарний процес перенесення води у грунті характеризується значеннями $Re < 1$.

7.2. Аерозолі та біоаерозолі

Особливе місце серед частинок займають *аерозолі* – дисперсні (колоїдні) системи, що складаються з частинок розмірами від 10^{-5} м до 10^{-7} м та газового середовища, в якому вони знаходяться у завислому стані. Основним джерелом *біологічних аерозолів* є рослини, які постачають в атмосферу спори і пилок. Останні поширюються завдяки повітряним потокам. До біоаерозолів належать також віруси, бактерії і частинки комах.

Типовими представниками біоаерозолів є бактерії *Bacillus* sp., *Legionella pneumophila, Micropolyspora faeni, Mycobacterium tuberculosis, Pseudomonas* spp., *Staphylococcus* spp., *Streptococcus* spp.; гриби (в першу чергу, плісень та дріжджі) *Histoplasma capsulatum, Alternaria* spp., *Penicillum* spp., *Aspergillus fumigatus*, *Stachybotrys atra*, *Fusarium* spp., *Cladosporium* spp.; найпростіші *Naegleria fowleri,*

Acanthamoeba sp.; водорості *Chlorella, Chlorococcum, Schizothrix, Anabaena*; кліщі *Dermatophagoides farinae*, *D. Pteronysssinus*, комахи *Blatella germanica, Periplanetta Americana, Blatta orientalis*; залишки шерсті (кішки, собаки, тхори, морські свинки, хом'яки, кролі, пацюки, миші), пилок та спори рослин берези *Betuta*, вільхи *Alnus*, сосни *Pinus*, полину *Artemisia*, амброзії *Ambrosia*.

Галузь біології, яка вивчає органічні частинки, що пасивно переносяться у повітрі, називається *аеробіологією*. Ця наука тісно пов'язана з палінологією, мікологією, токсикологією, кліматологією, метеорологією, інженерією та контролем біологічного забруднення навколишнього середовища. Проблемам аеробіології з кожним роком приділяється все більша увага. Ще у 1974 році у Гаазі, Нідерланди, було засновано Міжнародну асоціацію аеробіології IAA (International Association for Aeobiology). Нині ця Асоціація нараховує близько 800 членів, має свою Раду, журнали та кожні чотири роки збирає міжнародні конгреси.

Більшість розвинутих країн світу мають станції спостереження за поведінкою та тенденціями поширення небезпечних для здоров'я людини біоаерозолів. Крім того, аерозолі та біоаерозолі відіграють роль центрів конденсації і, отже, впливатимуть на процеси утворення хмар.

Вплив біоаерозолів на живі організми. Біоаерозолі здатні провокувати захворювання та алергічні реакції людей, впливати на тварин і рослини, викликати захворювання через повітряні потоки. Відомо, що багато біоаерозолів здатні викликати подразнення респіраторного тракту, зокрема носоглотки, трахейної системи, легенів залежно від їх типу та розмірів.

Як приклад можна навести рис. 7.1, на якому представлена залежність долі атмосферних частинок різних розмірів, що осідають у респіраторному тракті людини.

Серед захворювань, що викликаються біоаерозолями, можна виділити *бронхіальну астму* – алергічну хворобу, яка проявляється повторними нападами експіраторної (під час видихів) ядухи внаслідок порушення бронхіальної прохідності; *алергічний риніт* – алергічну реакцію, що проявляється значним набряком слизової оболонки носа, особливо в ділянці носових раковин; *пневмонію* – групу запальних процесів у легенях з переважним ураженням їхніх респіраторних відділів.

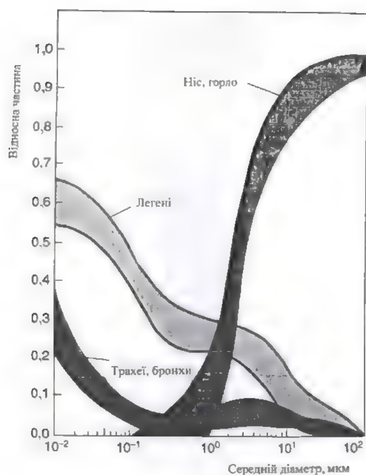


Рис.7.1. **Розподіл атмосферних частинок у респіраторному тракті людини залежно від їх розмірів**

Ось чому проблема ідентифікації та кількісного оцінювання атмосферних аерозолів та біоаерозолів є актуальною.

Методи вимірювання параметрів аерозолів. Зовнішній вигляд приладу для збору біоаерозолів наведено на рис.7.2.



Рис. 7.2. **Зовнішній вигляд приладу для збору біоаерозолів**

Прилад обладнаний флюгером, який дозволяє орієнтувати вхідне віконце проти напрямку вітру. Біоаерозолі надходять протягом доби на стрічку, покриту клейкою стрічкою. Ця стрічка обертається відносно вхідного віконця за допомогою електродвигуна з тим, щоб прослідкувати за рівнем аерозолів, що надходять протягом доби. Вся система установлюється на високому місці (наприклад, на даху будинку). Раз за добу стрічку знімають та аналізують на предмет кількісного та якісного вмісту біоаерозолів.

7.3. Рух атмосферних частинок

Якщо частинка рухається в атмосфері, на неї діють гравітаційна, виштовхуюча сили та сила внутрішнього тертя з боку повітряного потоку згідно із законом Стокса. Співвідношення між цими силами залежить від фізичних параметрів частинки, атмосфери та без розмірного числа Рейнольдса *Re*.

Розглянемо випадки, які залежать від співвідношення між радіусом частинки *r*, довжиною вільного пробігу λ молекул газу та числом Рейнольдса *Re*.

а) $r > \lambda$, але $Re = 2r\upsilon/\nu < 0{,}1$ (тут υ – швидкість руху частинки, ν – кінематична в΄язкість). На частинку масою m та об'ємом V і густиною ρ, занурену у газ масою m_0 з густиною ρ_0, діють гравітаційна ($F_{гр}=mg=V\rho g$) та архімедова ($F_0=m_0g=V\rho_0 g$) сили, а також сила внутрішнього тертя (в'язкості), що визначається за законом Стокса ($F_\eta = = 6\pi\eta r\upsilon$), де η – коефіцієнт внутрішнього тертя (динамічна в΄язкість).

Швидкість седиментації визначається так:

$$\upsilon_{сед} = Vg(\rho - \rho_0)/\,6\pi\eta r = \frac{4}{3}\pi r^3 g(\rho - \rho_0)/\,6\pi\eta r =$$

$$= \frac{2}{9}\, g(\rho - \rho_0)\, r^2/\eta. \qquad (7.2)$$

Приклад

Визначити швидкість седиментації частинки мулу густиною 2650 кг/м^3 та діамет-

ром 0,03 мм, яка осідає у воді за 20 ^{0}C. В´язкість води за цієї температури становить $1{,}002\cdot10^{-3}$ Па·с.

Розв´язання

Підставляємо числові дані у рівняння (4.38):

$$\upsilon_{сед} = \frac{2}{9}\ g(\rho - \rho_0)\ r^2/\eta = \frac{2}{9}(9{,}8\ м/с^2)(2650 - 998{,}2)(15\cdot10^{-6}\ м^2)^2/(1{,}002\cdot10^{-3}\ Па\cdot с) = =$$

$8{,}1\cdot10^{-4}$ м/с.

Контрольне завдання

Визначити швидкість седиментації сферичної частинки густиною 2650 кг/м^3 та діаметром 0,1 мм, яка осідає у воді за 20 ^{0}C. В´язкість води за цієї температури становить $1{,}002\cdot10^{-3}$ Па·с. Чи встигне частинка досягнути дна резервуара за 2 години, якщо глибина танка 3,5 м?

б) $r > \lambda$, але $Re = 2r\upsilon/\nu > 1$. Якщо розмістити певне тіло у повітряному потоці, то перенесення імпульсу відбудеться не лише завдяки силам тертя, що направлені паралельно поверхні шарів, та градієнта швидкості, що виникає при цьому, але через те, що у напрямку повітряного потоку виникає сила, яка називається *опором форми.* Ця сила, що обумовлена різними значеннями тиску з переднього та заднього боків тіла під час обтікання його потоком, залежить від форми та орієнтації тіла. Якщо початковий імпульс тіла становить $\rho\upsilon$, а середня зміна швидкості – $\upsilon/2$, то швидкість, з якою потік зменшує свій імпульс, буде дорівнювати $\rho\upsilon\cdot\upsilon/2 = 0{,}5\rho\upsilon^2$, а сила опору визначається як:

$$F_{оп} = 0{,}5c_m\rho_0\upsilon^2\cdot S, \tag{7.3}$$

де c_m – коефіцієнт опору; ρ_0 – густина газу; υ – швидкість руху частинки; S – площа перерізу частинки.

У цьому разі баланс сил, що діють на частинку, розраховують за формулою:

$$\frac{4}{3}\pi r^3 g(\rho - \rho_0) = 0{,}5\ c_{оп}\rho_0\upsilon^2\cdot\pi r^2. \tag{7.4}$$

Для біоаерозолів $\rho > \rho_0$, тому останнє рівняння можна переписати так:

$$\upsilon^2 = 8rg\rho/3\rho_0\ c_{оп}. \tag{7.5}$$

Звідки швидкість седиментації частинки становить:

$$\upsilon_{сед} = 2g\rho r^2/9\rho_0\nu, \tag{7.6}$$

де ν – кінематична в′язкість.

Залежність швидкості седиментації для рослинних частинок від радіуса r та числа Рейнольдса $Re_ч$ за густини частинки $\rho \approx 10^{3}$ кг/м^3 наведено на рис. 7.3.

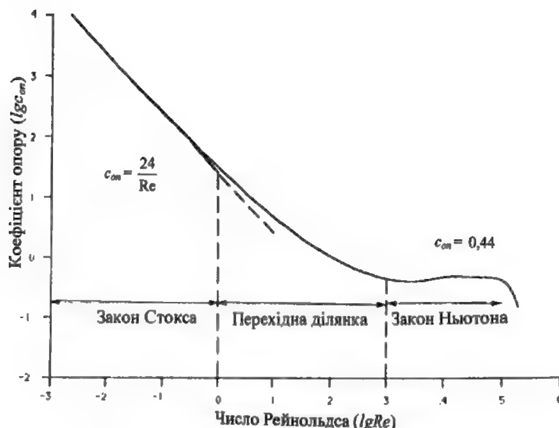


Рис. 7.3. **Залежність коефіцієнта загального опору $c_{оп}$ частинки від числа Рейнольдса Re**

Видно, що для значень $Re_ч < 0,1$ (для типових значень r = 30 мкм та $\upsilon_{сед}$ = 0,1 м/с, притаманних пилку та спорам) виконується закон Стокса.

Приклад

Визначити силу опору для спори патогенного гриба *Helminthosporium maydis* циліндричної форми, якщо діаметр циліндра становить d = 20 мкм, густина ρ =1,2 кг/м^3, коефіцієнт загального опору $c_{оп}$ = 4, швидкість вітру υ = 10 м/с.

Розв′язання

Використовуємо рівняння (4.40):

$$F_{оп} = 0,5c_{оп}\rho\upsilon^2 \cdot S = 0,5 \cdot 4 \cdot 1,2\ кг \cdot м^{-3} \cdot (10\ м \cdot с^{-1})^2 \cdot \pi \cdot (20 \cdot 10^{-6}\ м)^2/4 = 0,75 \cdot 10^{-7}\ Н.$$

Експериментально було встановлено, що коефіцієнт опору та число Рейнольдса пов′язані співвідношенням:

$$c_{оп} = \frac{b}{\mathrm{Re}^n}, \qquad (7.7)$$

де b та n – константи.

Для ламінарної течії $Re < 2$, b = 24, n = 1, а $c_{оп} = \frac{24}{\mathrm{Re}}$; для турбулентної течії Re = 500–200000, b = 0,44, n = 0, а $c_{оп}$ = 0,44.

Таким чином, для малих значень числа Рейнольдса (Re<1) домінуючими є сили в′яз-кості (закон Стокса), тоді як для великих значень числа Рейнольдса (Re > 1000) переважають сили, що описуються законом Ньютона. Причому, в першій області сила опору залежить від числа Рейнольдса, тоді як в другій області сила опору не залежить від числа Рейнольдса (рис. 4.19).

Швидкість руху частинки в будь-який момент часу визначається за виразом:

$$\upsilon_t = \upsilon_к - (\upsilon_к - \upsilon_0)e^{-t/\tau}, \qquad (7.8)$$

де υ_t – швидкість руху частинки у вертикальному чи горизонтальному напрямках у момент часу t; $\upsilon_к$ – кінцева швидкість частинки; υ_0 – початкова швидкість руху частинки у горизонтальному напрямку (υ_0 = 0 для вертикального напрямку).

Траєкторії руху частинок залежно від їх розмірів наведено на рис. 7.4.

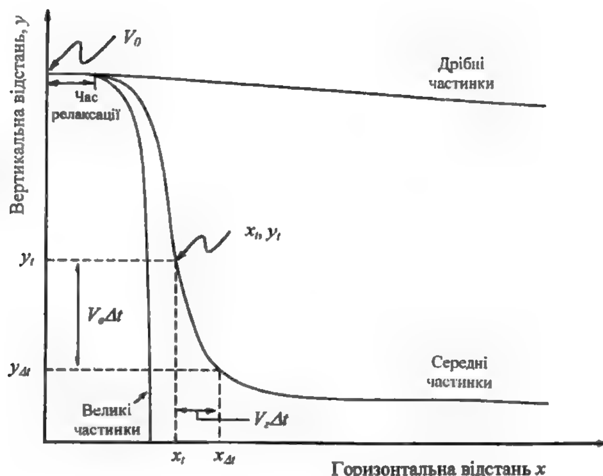


Рис. 7.4. **Траєкторії руху частинок залежно від їх розмірів**

7.4. Аеродинаміка пташиного польоту

Крило птаха має обтічну форму із закругленим переднім кінцем та вузьким заднім. Завдяки обтіканню такого увігнутого крила птаха частинки повітря, що минають верхню, більш опуклу поверхню крила, проходять за одиницю часу шлях більший, ніж частинки, що минають нижню поверхню крила і отже мають більшу швидкість руху. Несиметричне обтікання крила спричинює появу циркуляційного потоку навколо контуру крила, який на

опуклій площині спрямований в бік течії повітря, що призводить до збільшення швидкості руху повітря, а на ввігнутій – проти течії, що супроводжується зменшенням швидкості руху повітря. Але, згідно з рівнянням Бернуллі, там де швидкість повітряного потоку більша, тиск середовища менший, і навпаки. Завдяки різниці тисків між верхньою та нижньою площинами крила виникає так звана *піднімальна сила*, що спрямована перпендикулярно до напрямку швидкості руху тіла.

Під час польоту виникають чотири основних сили, що діють на крило. Крім піднімальної сили, треба згадати силу тяжіння, спрямовану вертикально вниз, силу тяги та силу лобового опору, яка діє протилежно напрямку швидкості руху тіла (рис. 7.5.).

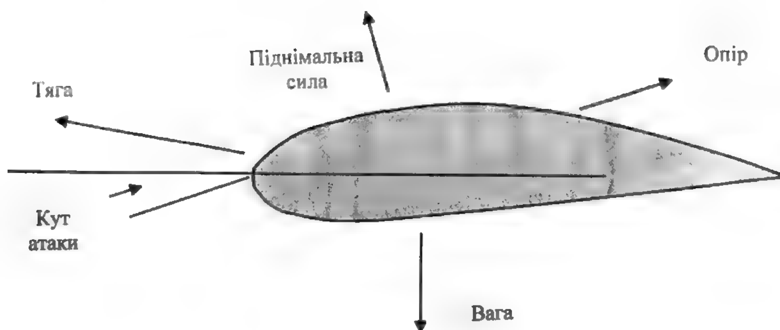


Рис. 7.5. **Сили, що діють на крило птаха**

У процесі польоту птах здатний змінювати кут атаки – кут між хордою крила та напрямком потоку повітря, причому змах крила вниз характеризується збільшенням кута атаки, що збільшує піднімальну силу.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Що характеризує число Рейнольдса?
2. Які сили діють на кульку, занурену в рідину?
3. Що таке частинка? аерозоль? біоаерозоль?
4. Які сили діють на частинку у повітряному потоці? Від чого залежить баланс цих сил?
5. Які сили діють на крило птаха?

8. КОЛИВАННЯ І ХВИЛІ

8.1. Механічні коливання

Коливання – це рухи або процеси, які відзначаються певною пов-торюваністю у часі.

Періодичними є коливання, що повторюються через однакові проміжки часу.

Гармонічними коливаннями називаються періодичні коливання фізичної величини (або будь-якої іншої) залежно від часу, які відбуваються згідно із законами синуса (Рис. 8.1):

$$x = A\sin(\omega t + \varphi_0), \tag{8.1}$$

або косинуса

$$x = A\cos(\omega t + \varphi_0), \tag{8.2}$$

де *A – амплітуда коливань* (максимальне зміщення точки, що коливається, від положення рівноваги); ω *– колова частота*; $\omega t + \varphi_0$ *– фаза коливань* у момент часу t; φ_0 *– початкова фаза* (фаза коливань у момент часу t=0).

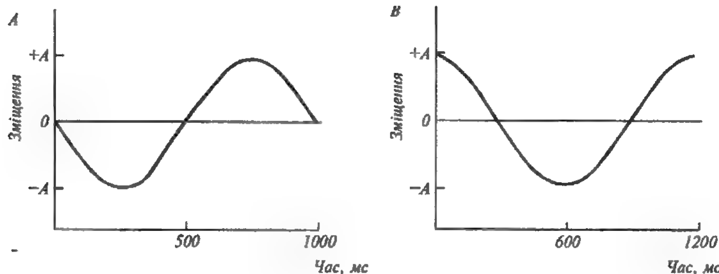


Рис. 8.1. **Гармонічні коливання, за яких фізична величина змінюється з часом за синусоїдним (*A*) або косинусоїдним (*B*) законами**

Найменший проміжок часу, через який система, що здійснює коливання, повертається до стану, в якому вона перебувала в початковий момент часу, вибраний довільно, називається *періодом коливань T*. Період *T* пов'язаний з коловою частотою ω співвідношенням:

$$T = \frac{2\pi}{\omega}. \tag{8.3}$$

Величина, яка дорівнює кількості коливань за одиницю часу, називається *частотою* ν. Частота ν пов'язана з періодом T так:

$$\nu = \frac{1}{T}. \qquad (8.4)$$

Одиниця вимірювання частоти – *Гц* (Герц) – одиниця виміру в СІ частоти періодичних процесів, яка дорівнює одному коливанню за секунду: 1 Гц = 1/с.

На основі рівнянь (8.3) і (8.4) можна одержати співвідношення:

$$\omega = 2\pi\nu. \qquad (8.5)$$

Енергія гармонічних коливань визначається за формулою:

$$E = \frac{mA^2\omega^2}{2}. \qquad (8.6)$$

Приклад

Визначити повну енергію коливань тіла масою 300 г, що здійснює за допомогою пружини коливання в горизонтальній площині, якщо амплітуда коливань дорівнює
4 см, а жорсткість пружини 15 Н/м.

Розв´язання

Підставляємо числові дані у рівняння (5.13), знаходимо:

$$E = \frac{mA^2\omega^2}{2} = \frac{1}{2}kA^2 = \frac{1}{2}\cdot 15\ \text{Н/м}\cdot(4\cdot10^{-2}\ \text{м})^2 = 12\cdot10^{-3}\ \text{Дж}.$$

Контрольне завдання

Визначити максимальну швидкість руху тіла за умовою попередньої задачі.

Відповідь: $\upsilon_{макс}$ = 0,28 м/с.

8.2. Згасаючі коливання

Коливання, амплітуда яких через втрати енергії реальною коливальною системою зменшується з часом, називаються *згасаючими.*

Рівняння згасаючих коливань має вигляд:

$$x = Ae^{-\beta t}\sin(\omega t + \varphi_0), \qquad (8.7)$$

де β – коефіцієнт згасання.

Графік залежності $x = f(t)$ під час згасаючих коливань наведено на рис. 8.2. Для кількісної оцінки швидкості зменшення амплітуди згасаючих коливань користуються поняттям *логарифмічного декремента згасання*, який дорівнює натуральному логарифму відношення значень амплітуди згасаючих коливань у моменти часу, що розділені періодом:

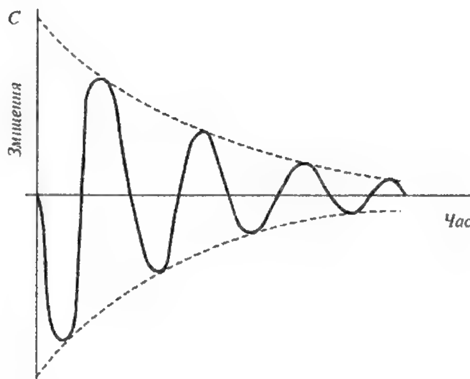


Рис. 8.2. **Згасаючі гармонічні коливання**

$$\delta = \ln\frac{A(t)}{A(t+T)} = \beta T. \qquad (8.8)$$

8.3. Біжуча хвиля

Біжуча хвиля може бути визначена як збурення, яке рухається в просторі з перенесенням енергії. Розглянемо біжучу хвилю, синусоїдну за формою, яка поширюється, починаючи з моменту часу $t = 0$, зі швидкістю υ у напрямку $+x$ (рис. 8.3). Рівняння такої хвилі має вигляд:

$$y = y_0\sin(\omega t - \frac{2\pi}{\lambda}x). \qquad (8.9)$$

Якщо біжуча хвиля поширюється у напрямку $-x$, то рівняння записується так:

$$y = y_0\sin(\omega t + \frac{2\pi}{\lambda}x). \qquad (8.10)$$

Величина $\frac{2\pi}{\lambda}$ в рівняннях (5.29) та (5.30) називається *хвильовим числом*; вона позначається символом k .

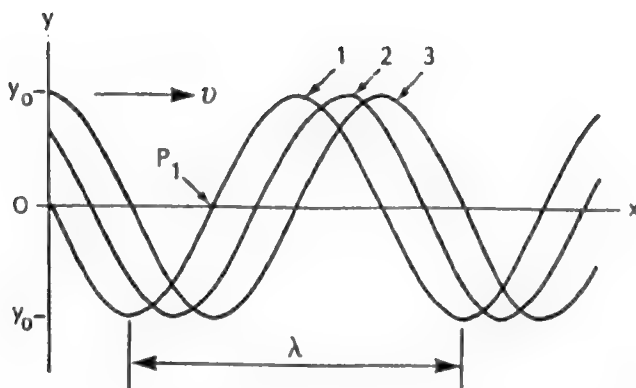


Рис. 8.3. **Біжуча хвиля як збурення, що рухається у просторі з перенесенням енергії:** υ – швидкість поширення біжучої хвилі, λ – довжина хвилі, 1,2,3 – послідовні переміщення хвилі

Рівняння (8.9) і (8.10) можуть приймати ще такі форми:

$$y = y_0 \sin(\omega t \pm kx), \tag{8.11}$$

8.4. Стояча хвиля

Розглянемо дві біжучі хвилі $y_1 = y_0 \sin(\omega t + kx)$ та $y_2 = y_0 \sin(\omega t - kx)$, які поширюються у протилежних напрямках.

Ці дві хвилі взаємодіють між собою, внаслідок чого утворюється результуюча хвиля:

$$y = y_1 + y_2 = 2\, y_{max} \sin\omega t \cos kx. \tag{8.12}$$

Особливістю стоячої хвилі є те, що частинки коливаються одночасно, у цьому разі утворюються області з максимальною амплітудою коливань (*пучності*) та області спокою (*вузли*). Відстань між сусідніми вузлами (або сусідніми пучностями) дорівнює половині довжини хвилі (рис. 8.4).

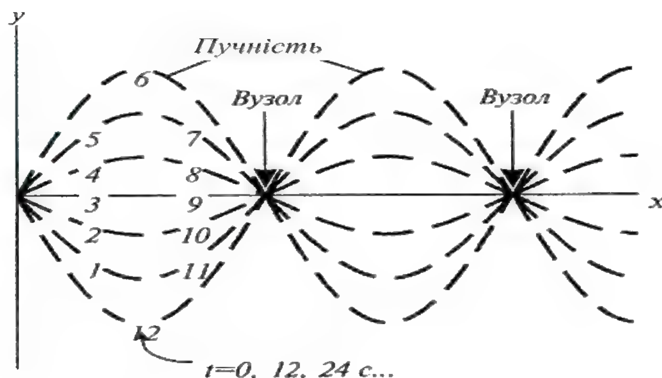


Рис. 8.4. **Стояча хвиля** (цифрами позначено моменти часу, які послідовно проходить частинка, що коливається)

Якщо $\cos kx = \pm 1$, величина зміщення максимальна ($y = 2y_{max}$); значення x у цьому разі відповідає пучності; якщо $\cos kx = 0$, то $y = 0$ і значення x відповідає вузлу.

8.5. Биття коливань

Розглянемо дві хвилі, що трохи відрізняються частотою і поширюються в одному напрямку. Під час спостереження поведінки цих двох хвиль у даній точці простору відбуваються *биття коливань* – періодичні коливання інтенсивності в даній точці завдяки накладанню двох хвиль з частотами, що трохи відрізняються. Нехай рівняння двох коливань мають вигляд:

$$y_1 = y_{max}\cos\omega_1 t, \qquad (8.13)$$

$$y_2 = y_{max}\cos\omega_2 t, \qquad (8.14)$$

Внаслідок накладання двох коливань результуюче коливання описується рівнянням:

$$y = y_1 + y_2 = y_{max}(\cos\omega_1 t + \cos\omega_2 t). \qquad (8.15)$$

Використовуючи тригонометричне співвідношення

$$\cos\alpha + \cos\beta = 2\cos\left(\frac{\alpha-\beta}{2}\right)\cos\left(\frac{\alpha+\beta}{2}\right), \qquad (8.16)$$

та враховуючи вираз (5.9), одержимо:

$$y = 2y_{max}\cos 2\pi\left(\frac{\nu_1 - \nu_2}{2}\right)t\cos 2\pi\left(\frac{\nu_1 + \nu_2}{2}\right)t. \qquad (8.17)$$

Графік результуючого коливання наведено на рис. 8.5.

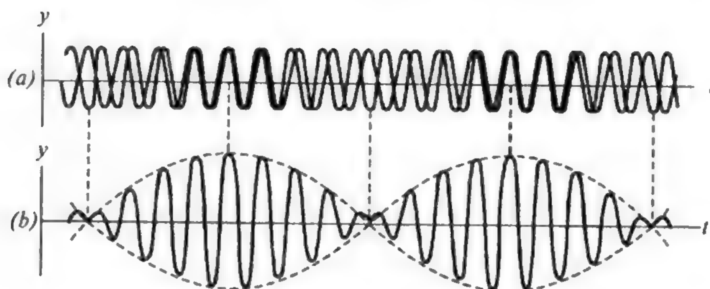


Рис. 8.5. **Биття коливань**

Таким чином, ефективна частота результуючого коливання дорівнює $\left(\frac{\nu_1 + \nu_2}{2}\right)$; максимальна амплітуда результуючих коливань має місце тоді, коли $\cos 2\pi\left(\frac{\nu_1 - \nu_2}{2}\right)t = \pm 1$, тобто амплітуда результуючих коливань змінюється з частотою $\left(\frac{\nu_1 - \nu_2}{2}\right)$.

8.6. Розкладання складних коливань у ряд Фур'є

За Фур'є, будь-яке складне коливання $y(t)$ можна представити як комбінацію достатньо великої кількості синусоїдних та косинусоїдних хвиль, які утворюють *ряд Фур'є* :

$$y(t) = \sum_n (A_n \sin 2\pi\nu_n t + B_n \cos 2\pi\nu_n t), \qquad (8.18)$$

де A_n і B_n – амплітуди гармонічних коливань; ν_n – частота n-го коливання.

Залежність відносної інтенсивності гармонік від їх частоти називається *гармонічним спектром* складного коливання. Приклад

розкладання складного коливання в ряд Фур’є наведено на рис. 8.6, а відповідний гармонічний спектр цього коливання – на рис. 8.7.

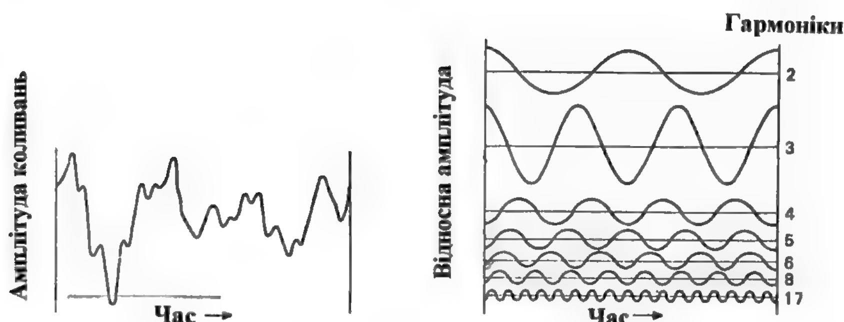


Рис. 8.6. **Розкладання складного коливання в ряд Фур'є**

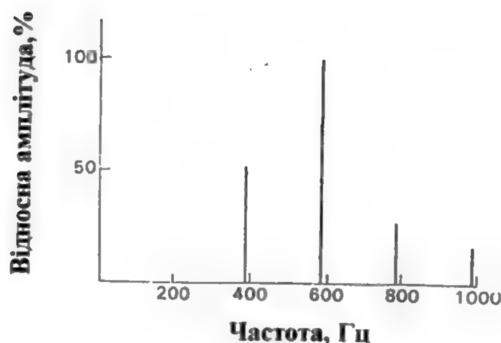


Рис. 8.7. **Гармонічний спектр складного коливання**

8.7. Коливальні процеси у природі

8.7.1. Екологічна модель Вольтерра–Лотка

Розглянемо класичний приклад моделі біологічної системи, яка описується двома диференціальними рівняннями – *екологічну модель Вольтерра-Лотка*. Нехай у деякому замкнутому районі мешкають жертви (зайці) та хижаки (вовки). Зайці годуються тільки рослинною їжею, якої завжди вдосталь; вовкам же потрібні тільки зайці.

Можна припустити, що зміна кількості зайців $\left(\frac{dN_1}{dt}\right)$ пропорційна їх кількості N_1:

$$\frac{dN_1}{dt} = aN_1. \tag{8.19}$$

Зменшення кількості зайців пропорційне ймовірності зустрічі зайця з вовком, тобто добутку кількостей N_1N_2. Таким чином, процес зменшення кількості зайців описується рівнянням:

$$\frac{dN_1}{dt} = -\,bN_1N_2\,. \tag{8.20}$$

Зміна кількості зайців з урахуванням їх розмноження та можливості зустрічі з вовками буде описуватися рівнянням:

$$\frac{dN_1}{dt} = aN_1 - bN_1N_2\,. \tag{8.21}$$

Таким чином, кількість вовків буде зменшуватися (за рахунок природної смертності) пропорційно їх кількості N_2 і збільшуватися пропорційно ймовірності зустрічі із зайцями N_1N_2. Зміна кількості вовків запишеться рівнянням:

$$\frac{dN_2}{dt} = -\,cN_2 + dN_1N_2. \tag{8.22}$$

Всі ці міркування призводять до системи двох диференціальних рівнянь:

$$\left.\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= aN_1 - bN_1N_2; \\ \frac{dN_2}{dt} &= -\,cN_2 + dN_1N_2. \end{aligned}\right\} \tag{8.23}$$

Слід зауважити, що кожному стану біологічної системи “зайці – вовки” відповідає певна пара змінних N_1 і N_2; водночас, будь-яка пара значень N_1 і N_2 описує певний стан системи.

Розглянемо можливість графічної інтерпретації згаданого вище. Нехай є система координат, на осях якої відкладені значення змінних N_1 і N_2.

Кожна точка *N* такої площини з координатами *X* і *У* відповідає певному стану системи (рис. 8.8). Така площина називається *фазовою площиною*. Під час зміни стану системи у часі змінні *X* і *У* змінюються відповідно до системи рівнянь (8.23).

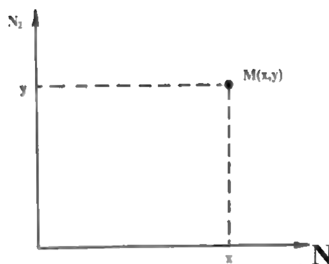


Рис. 8.8. **Фазова площина**

Процес зміни *X* і *У* буде відповідати руху точки *M(X,У)*; сукупність можливих положень цієї точки на фазовій площині називають *фазовою траєкторією*.

Для того, щоб одержати рівняння, що зв’язує безпосередньо N_1 і N_2, розділимо друге рівняння системи (8.24) на перше, виключивши час *t*:

$$\frac{dN_1}{dN_2} = \frac{Q(N_1, N_2)}{P(N_1, N_2)}. \qquad (8.24)$$

Розв´язання цього рівняння дає сукупність інтегральних кривих (фазових траєкторій) на площині N_1, N_2 (рис. 8.9).

Точки, в яких похідні змінних $\frac{dN_1}{dt}$ і $\frac{dN_2}{dt}$ перетворюються в нуль, називаються *особливими точками*. Оскільки швидкості зміни $\frac{dN_1}{dt}$ і $\frac{dN_2}{dt}$ в особливій точці дорівнюють нулю, вона відповідає *стаціонарному стану*.

Отже, зростання чисельності зайців відповідає руху від точки *а* до точки *в* на фазовій площині (див. рис. 8.9); цей процес супроводжується зростанням чисельності вовків, що одержали сприятливі умови годівлі; але це зростання чисельності хижаків призводить до зменшення чисельності жертв (перехід *в*→*с* на фазовій площині), що впливає на зменшення чисельності вовків (перехід *с*→*а*). Таким чином, біологічна система “зайці – вовки” здійснює коливання. Будь-який випадковий зовнішній вплив пере-водить систему в іншу фазову площину.

Поведінку змінних N_1 і N_2 у часі наведено на рис. 8.11. Очевидно, що максимум чисельності жертв завжди випереджає максимум чисельності хижаків. З цими кривими узгоджуються результати спостережень за коливаннями чисельності північноамериканського зайця та рисі в Канаді (рис. 8.12). Періоди коливань чисельності жертв та хижаків приблизно однакові і становлять 9–10 років, причому максимум чисельності зайців випереджає максимум чисельності рисей на один рік.

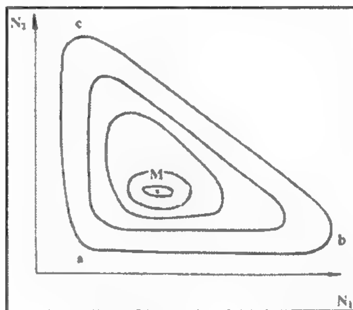


Рис. 8.9. **Фазовий портрет системи "хижак-жертва"** М – особлива точка)

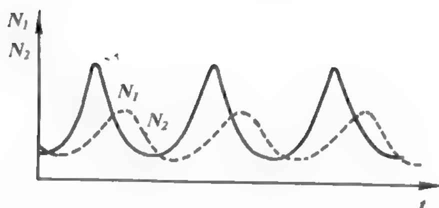


Рис. 8.11. **Поведінка змінних N_1 і N_2 у часі**

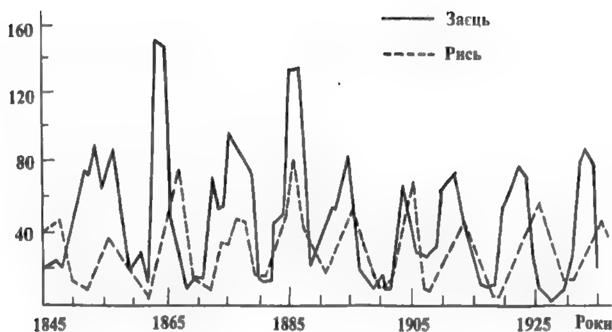


Рис. 8.12. **Результати спостережень за змінами коливань чисельності північноамериканського зайця та рисі в Канаді**

8.7.2. Утворення колоній колективними амебами

Реальні біологічні системи не знаходяться в стані рівноваги, оскільки в них протікають процеси, що супроводжуються дисипацією енергії – переходом частини енергії упорядкованого процесу в енергію неупорядкованого процесу, наприклад, у теплоту або випромінювання. Виникнення дисипативних структур спостерігається і в популяції амеб *Dictyostelium discoideum*. Після виходу зі спор амеби ростуть та розмножуються як одноклітинні організми, доки їм вистачає їжі. Коли харчовий ресурс вичерпується, амеби припиняють репродукцію та вступають у проміжну фазу, що триває близько 8 год. Після цього амеби сповзають до окремих клітин, що виконують функції центрів агрегації. Пояснюється це тим, що найбільш "голодні" амеби випускають сигнал – хімічну речовину *цАМФ*. Як тільки внаслідок дифузії ця речовина досягне іншої амеби, то та також виділяє свою порцію *цАМФ* і починає переміщатися до першої амеби. Таким чином утворюються концентричні автохвилі руху амеб. Такий процес супроводжується утворенням багатоклітинних колоній, які поводять себе як єдиний організм. Ця колонія мігрує, доки не знайде ділянку середовища, придатну для формування плодового тіла. З цього часу колонія починає

диференціюватися, утворюючи стеблину, яка несе на кінці безліч спор. Цей автокаталітичний процес повторюється періодично (рис. 8.13).

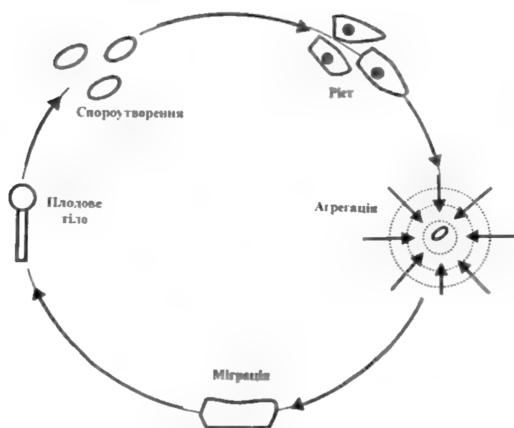


Рис. 8.13. **Утворення колоній у колективних амеб**

Коливальні процеси і хвилі є поширеними явищами живої природи. До коливальних можна віднести такі процеси: биття серця, рух легень, роботу кишечнику, вібрації голосових зв'язок, періодичну окиснювально-відновну реакцію Бєлоусова–Жаботинського, періодичні процеси при гліколізі та фотосинтезі, спіральні хвилі в міокарді та сітківці ока, поширення звукових коливань тощо.

Для допитливих

Чутливість таргана (*Blattodeae*) до вібрацій становить 10^{-7}–10^{-10} см; амплітуду коливань у таких границях можна порівняти з діаметром атома водню.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Що таке коливання?
2. Які коливання називають гармонічними? Записати і пояснити рівняння гармонічного коливання. Дати визначення амплітуди, фази і початкової фази гармонічного коливання.
3. Що таке період коливань? частота коливань?
4. Які коливання називають згасаючими?
5. Що таке логарифмічний декремент згасання?
6. Яку хвилю називають біжучою? стоячою?
7. Навести приклади коливальних процесів, що зустрічаються у живій природі.

9. АКУСТИКА

Галузь фізики, яка вивчає пружні коливання та хвилі звукового, ультразвукового та інфразвукового діапазонів, процеси їх збудження, обробки, поширення, рецепції, взаємодії з речовиною та різноманітні практичні застосування, називається *акустикою.*

9.1. Звук та його характеристики

В біофізиці *звук* – це пружні збурення, що поширюються в твердих, рідких і газоподібних середовищах, які сприймаються слуховим аналізатором людини та тварин.

Розглянемо основні характеристики звуку:

Частота Ω[1] звуку характеризується як періодичні коливання, що сприймаються середньою людиною.

Звукові хвилі, що сприймаються людиною, мають частоту в діапазоні $\Delta\Omega$ = 20–20000 Гц.

Швидкість поширення звукової хвилі υ залежить від середовища (табл. 9.1).

9.1. Основні акустичні параметри різних речовин

Речовина	Густина ρ, кг/м^3	Швидкість звуку υ, м/с	Питомий хвильовий опір $\rho\upsilon$, кг/м$^2\cdot$с
Повітря	1,29	$0{,}331\cdot10^3$	427
Вода	$1\cdot10^3$	$1{,}497\cdot10^3$	$1{,}497\cdot10^6$
Кров	$1{,}05\cdot10^3$	$1{,}56\cdot10^3$	$1{,}638\cdot10^6$
М’язи	$1{,}058\cdot10^3$	$1{,}568\cdot10^3$	$1{,}659\cdot10^6$
Жирова тканина	$0{,}928\cdot10^3$	$1{,}47\cdot10^3$	$1{,}364\cdot10^6$
Кістки черепа	$1{,}85\cdot10^3$	$3{,}36\cdot10^3$	$6{,}216\cdot10^6$

Енергія звукових коливань E складається з кінетичної енергії $E_к$ молекул, що коливаються, і потенціальної енергії $E_п$, зміщених відносно положення рівноваги.

Повна енергія, яка переноситься звуковою хвилею, визначається так:

$$E_{max} = 2\pi^2\rho\nu^2A^2V, \qquad (9.1)$$

де ρ – густина середовища, в якому поширюється звукова хвиля; V – об’єм.

---

[1] У літературних джерелах з акустики використовують спеціальні символи: Ω – частота, Λ – довжина звукової хвилі.

Об'ємна густина енергії, тобто повна енергія одиниці об'єму середовища, в якому поширюється звукова хвиля, дорівнює:

$$E_{max}/V = 2\pi^2\rho\nu^2A^2 = \frac{1}{2}\ \Omega^2\rho A^2. \qquad (9.2)$$

Потужність звукової хвилі (акустична потужність) P визначається як енергія E_{max}, що переноситься звуковою хвилею за одиницю часу t:

$$P = E_{max}/t\ . \qquad (9.3)$$

Інтенсивність I звукової хвилі – це відношення потужності звукової хвилі до одиниці площі S, через яку переноситься енергія звуковою хвилею та яка перпендикулярна напрямку поширення цієї хвилі:

$$I = \frac{P}{S} = E_{max}/St. \qquad (9.4)$$

Інтенсивність звуку пов'язана з амплітудою A максимального зміщення співвідношенням:

$$I = (E_{max}/V)\upsilon = 2\pi^2\rho\nu^2A^2\upsilon = \frac{1}{2}\Omega^2\rho A^2\upsilon. \qquad (9.5)$$

Звуковим (або *акустичним*) *тиском* p_α називають додатковий тиск (надлишковий над середнім тиском навколишнього середовища), який утворюється в ділянках згущення частинок в акустичній хвилі:

$$p_a = \Omega\rho\upsilon A\ , \qquad (9.6)$$

де Ω – колова частота; A – амплітуда зміщення частинки, яка коливається; $\rho\upsilon$ – питомий хвильовий опір середовища.

Звуковий тиск пов'язаний з інтенсивністю хвилі:

$$I = p_a^2/2\rho\upsilon. \qquad (9.7)$$

Приклад

Інтенсивність звукової хвилі, що створена ріжком пастуха на відстані 320 м , дорівнює 10^{-8} Вт/м^2. Визначити величину звукового тиску.

Розв'язання

Використовуючи співвідношення (9.7), маємо:

$$p_a = (2\rho\upsilon I)^{1/2}.$$

Підставляємо числові значення і дані табл.9.1:

$$p_a = (2 \cdot 427\ кг/м^2 \cdot с \cdot 10^{-8}\ Вт/м^2)^{1/2}\ Н/м^2 = 2{,}92 \cdot 10^{-3}\ Н/м^2.$$

Контрольне завдання

Кудкудакання курки створює додатковий тиск близько 1Н/м^2. Використовуючи дані табл.9.1, розрахувати інтенсивність звуку, що створює курка, в повітрі.

Відповідь: 10^{-3} Вт/м^2.

9.2. Рівень інтенсивності звукових коливань

Діапазон інтенсивності звукових коливань, які здатна реєструвати людина, змінюється від мінімального значення, що відповідає порогу слухової чутливості людини ($I_0 \cong 10^{-12}$ Вт/м^2), до максимального, який відповідає порогу болісних відчуттів ($I \cong 1$ Вт/м^2). Через це доцільно використовувати логарифмічну шкалу оцінки інтенсивності звукових коливань.

Рівень інтенсивності звуку L оцінюється так:

$$L = 10\lg\left(\frac{I}{I_0}\right), \quad (9.8)$$

де I – інтенсивність звукової хвилі, яка оцінюється; I_0 – мінімальна інтенсивність. Тут L вимірюється у децибелах (дБ). Типові значення рівня інтенсивності звуку наведено в табл. 9.2.

9.2. **Типові значення рівнів інтенсивності звуку**

Джерело звуку	Рівень інтенсивності звуку, дб
Шелестіння листя	10
Шепіт	20–30
Шум, при якому можна спати	35
Дзижчання комара	40
Читальна зала	40
Спокійна бесіда	55–60
Пральна машина	50–75
Пилосос	60–85
Міська вулиця	75
Голосна розмова	80
Автомобільний сигнал на відстані 6 км	90
Електрична дриль	95
Постріл із рушниці	100
Дискотека	110
Рок-концерт	110–120
Поріг болісних відчуттів	130
Реактивний літак	140–150
Пошкодження барабанної перетинки	160
Запуск космічної ракети	180

Приклад

Інтенсивність звукового імпульсу, створеного кажаном в процесі ехолокації на відстані декількох сантиметрів, складає 10^{-2} Вт $\cdot$м$^{-2}$.

Оцінити рівень інтенсивності в децибелах.

Розв’язання

Рівень інтенсивності звукового імпульсу визначимо за допомогою виразу:

$$L = 10\lg\left(\frac{I_{імп}}{10^{-12}}\right),$$

звідки

$$L = 10lg\left(\frac{10^{-2}}{10^{-12}}\right) = 10\lg 10^{10} = 10 \cdot 10 = 100 \text{ дб}.$$

Контрольне завдання

Оцінити інтенсивність звуку, що викликає болісні відчуття, використовуючи дані табл.9.2.

Відповідь: 10 Вт/м^2.

9.3. Суб’єктивні характеристики звукових хвиль

Звук, який є об’єктом звукових вражень, оцінюється живим організмом суб’єктивно.

Висота звуку відповідає якості звуку, що визначається суб’єктивно на слух і залежить в основному від частоти звукових коливань. Зі зростанням частоти висота звуку збільшується і навпаки. Значно менше висота звуку залежить від інтенсивності і складності звуку.

Гучність звуку – це величина, яка характеризує слухові відчуття для даного звуку. Вона залежить від інтенсивності звуку, акустичного тиску, частоти і форми звукових коливань.

Тембр звуку визначається спектральним складом звуку, тобто інтенсивністю і частотою обертонів відносно основного тону.

9.4. Ефект Допплера

Ефект Допплера полягає у зміні частоти коливань або довжини хвилі, що сприймається спостерігачем, під час відносного руху джерела коливань та спостерігача.

Якщо джерело звуку та спостерігач рухаються назустріч один одному, частота, що сприймається спостерігачем, перевищує частоту джерела звуку.

Якщо джерело звуку та спостерігач віддаляються один від одного, спостерігач сприймає частоту звуку меншу, ніж частота джерела звуку.

Якщо спостерігач і джерело звуку нерухомі один відносно одного, має місце співвідношення:

$$\Lambda = \frac{\upsilon}{\nu}, \qquad (9.9)$$

де Λ - довжина; V – швидкість; ν - частота звукової хвилі.

Якщо джерело звуку наближається до спостерігача, довжина звукової хвилі визначається так:

$$\Lambda = \frac{\upsilon - \upsilon_a}{\nu}, \qquad (9.10)$$

а частота звуку, що сприймається спостерігачем, так :

$$\nu_a = \frac{\upsilon}{\upsilon - \upsilon_a} \cdot \nu. \qquad (9.11)$$

Таким чином, частота джерела звуку, що наближається, збільшується порівняно з частотою нерухомого джерела в $\left(\frac{\upsilon}{\upsilon - \upsilon_a}\right)$ разів.

У випадку віддалення джерела звуку від спостерігача має місце співвідношення:

$$\nu_r = \left(\frac{\upsilon}{\upsilon + \upsilon_r}\right) \cdot \nu. \qquad (9.12)$$

В цьому разі частота джерела, що віддаляється, зменшується в $\left(\frac{\upsilon}{\upsilon + \upsilon_a}\right)$ разів.

Якщо джерело звуку нерухоме, а спостерігач наближається до нього, частота звукової хвилі, що сприймається спостерігачем, збільшується:

$$\nu_a' = \left(\frac{\upsilon + \upsilon_a}{V}\right) \cdot \nu. \qquad (9.13)$$

При віддаленні спостерігача від джерела частота звукової хвилі, що сприймається спостерігачем, зменшується:

$$\nu_r' = \left(\frac{\upsilon - \upsilon_r}{\upsilon}\right) \cdot \nu. \qquad (9.14)$$

Така зміна частоти (довжини звукової хвилі) в процесі руху джерела звуку (або спостерігача) називається *ефектом Допплера*.

Приклад

Визначити частоту ультразвукової хвилі, що сприймається комахою під час наближення до неї кажана зі швидкістю 5 мс$^{-1}$. Частота ультразвукової хвилі, що генерується кажаном, дорівнює 60 кГц.

Розв´язання

Частота звукової хвилі, що сприймається комахою, може бути знайдена із виразу:

$$\nu_a = \frac{\upsilon}{\upsilon - \upsilon_a} \nu = \frac{340}{340 - 5} \cdot 60 \cdot 10^3 = 60{,}9 \text{ кГц}.$$

Контрольне завдання

Визначити частоту звукової хвилі, відбитої комахою і сприйнятої кажаном, використовуючи дані попередньої задачі.

Відповідь: 61,8 кГц.

9.5. Ультразвук та його характеристики

Пружні хвилі з частотами від $2 \cdot 10^4$ Гц до 10^9 Гц називаються *ультразвуком*. До основних особливостей ультразвуку належить його властивість поширюватись по прямій, що дозволяє розглядати цей процес з позицій геометричної акустики (відбивання, заломлення, фокусування). Крім того, оскільки густина потоку енергії пропорційна квадрату частоти, ультразвукові хвилі характеризуються великою енергією.

Питання генерації ультразвуку, ослаблення, поглинання, глибини проникнення в речовину та розбіжності ультразвукової хвилі розглянуто детально в роботі [Посудін, 2008].

9.6. Інфразвук

Інфразвук – пружні хвилі з частотами меншими, ніж області частот, що сприймаються людиною. Діапазон інфразвукових коливань становить від 16–25 Гц до 0,01 Гц. Інфразвукові хвилі характеризуються високою інтенсивністю, здатністю поширюватися вздовж земної поверхні на великі відстані без втрат. У природі джерелами інфразвуку є рослини і дерева, що коливаються, мікросейсмічні коливання земної поверхні, землетруси, урагани, вулканічні виверження, шторми, грозові розряди, цунамі, водоспади, відриви льодовиків та айсбергів, припливи та відливи. В індустріалізованому суспільстві до джерел інфразвуку належать автомобільні, корабельні, авіаційні та ракетні двигуни, сільськогосподарські механізми. Биття серця, коливання легень, робота кишечнику, вібрації голосових зв'язок – усе це супроводжується генерацією інфразвуку. Інфразвукові коливання з рівнем інтенсивності < 120 дб вважаються помірними, більше – інтенсивними.

9.7. Шум

Існує кілька визначень терміну *шум.* Перше визначення: шум являє собою звукові коливання, інтенсивність і частота яких змінюються несподівано та аперіодично. Згідно з другим визначенням, шумом є звук, який накладається на другий звук і взаємодіє з ним, тобто небажаний для нашого слуху звук. У третьому сенсі шум – це будь-який звук, який заважає людині. Наприклад, звуки музики є корисними звуками для музиканта і шумом у другому сенсі для людей, що розмовляють, або шумом у третьому сенсі для людини, яка хоче заснути.

Отже, шум являє собою звукові коливання, миттєва амплітуда яких змінюється несподіваним чином. Величина миттєвої амплітуди шуму описується нормальним (гаусовим) розподілом.

9.8. Розподіл шуму за інтенсивністю

Шум може бути побутовим, виробничим, промисловим, транспортним, авіаційним. Шум виникає під час розваг, домашніх робіт, використання іграшок, включення тривожної сигналізації, збирання сміття, будівельних та ремонтних робіт, запуску моделей аеропланів, картингів, спортивних автомобілів.

Рекомендовані норми шуму в приміщеннях і на територіях становлять: 30–35 дб – на територіях заповідників; 34– 37 дб в

спальних приміщеннях (будинки, лікарні, квартири); 56–66 дб – у приміщеннях магазинів, заводів тощо.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Який процес називають хвильовим?
2. Що таке пружні хвилі?
3. В яких частотних діапазонах знаходяться звукові, ультразвукові та інфразвукові хвилі?
4. Назвати основні характеристики звукових коливань.
5. Що таке суб'єктивні характеристики звукових коливань?
6. Чим визначається повна енергія, що переноситься звуковою хвилею?
7. Що таке рівень інтенсивності звуку?
8. Що таке ефект Допплера?
9. Що таке хвильовий опір?
10. Що називають ультразвуком? Сформулювати характерні ознаки ультразвуку.
11. Що таке інфразвук?
12. Дати визначення терміну "шум".

10. БІОЛОГІЧНА АКУСТИКА

Розділ біофізики, що вивчає процеси утворення звуків людиною та тваринами, звукову сигналізацію та спілкування тварин (біокомунікацію) в природі, їх орієнтацію у просторі за допомогою ехолокаторів, називається *біоакустикою*.

10.1. Утворення звуків тваринами

Ссавці. Первинним джерелом звукових коливань у високорозвинених тварин є гортань (*larynx*) і пов'язані з нею голосові зв'язки, еластичні м'язові волокна яких можуть вібрувати. Звукові хвилі утворюються за рахунок дії коливальних структур, які у тварин характеризуються певними розмірами і частотним діапазоном м'язових скорочень. Більшість м'язів тварин, незважаючи на їх різноманіття, не здатні коливатися з частотою, що перевищує 10^3 Гц. У ссавців звуки утворюються верхньою гортанню, що являє собою хрящову трубку. Повітря, що проходить через цю трубку, примушує коливатися голосові зв'язки, розташовані у верхній частині гортані. Залежно від анатомічних особливостей голосового апарату тварини здійснюються коливання різної інтенсивності, частоти, тембру, часових інтервалів. Від цих характеристик залежать звуки, що утворюються свійськими тваринами: іржання, мукання, рохкання, мекання.

У процесі утворення звуків повітря виходить із легень і приводить у рух голосові зв'язки, в результаті чого виникають пружні коливання повітряного середовища. Голосові зв'язки містять еластичні й м'язові волокна, котрі можуть звужуватися і вібрувати. Висота звуку, що формується голосовим апаратом, залежить від напруженості голосових зв'язок, їхньої форми, довжини ділянки, де відбувається коливання; інтенсивність звуку визначається частотою та тривалістю коливань зв'язок, що залежать відтиску повітря, яке виходить; тембр голосу забезпечується порожнинами, що знаходяться над голосовою щілиною і під нею, зокрема, порожнинами глотки, рота, носа, грудної порожнини, дихальним горлом.

За допомогою голосу і його відтінків, які визначаються висотою, інтенсивністю, тембром та інтервалами часу, тварини, птахи і комахи спілкуються з подібними до себе, подаючи сигнал про навколишню ситуацію, небезпеку, наявність корму тощо.

Так, у свійської свині розрізняють 23 типи голосових сигналів; бджоли можуть подавати 11 різних звуків. Курячі ембріони, коли потрапляють у повітряну камеру яйця, подають три типи звуків. За аналізом пищання курчат можна встановити стать, оскільки у півників тон звуків, які вони подають, нижчий (Стишковская Л. Л., 1989).

Птахи. Нижня гортань (*syrinx*) – кісткова структура, що знаходиться в основі трахеї, виконує функції вокального органу птахів. В гортані, яка перетворює кінетичну енергію повітря, що рухається, в енергію звукової хвилі, знаходяться дві голосові мембрани (*membrana tympaniformis*) – під час проходження повітря між мембранами з великою швидкістю статичний тиск згідно з рівнянням Бернуллі зменшується і мембрани сходяться; отвір закривається, швидкість руху повітря зменшується і статичний тиск збільшується. Процес повторюється, внаслідок чого виникають звукові сигнали, частота яких у птахів знаходиться в діапазоні від 200 Гц до 12 кГц.

Водні тварини. Китові (зубаті кити *Odontoceti*, включаючи дельфінів) утворюють звуки за допомогою пари звукових губ (*phonic lips*), розміщених у носовій системі. Дельфіни клацають та свистять. Деякі кити (*Mysticeti*) не мають такої структури; можливо, вони використовують перероблене повітря для утворення низькочастотних звуків для комунікації на великій відстані та навігації.

Крім того, кити застосовують плавці та хвіст для видобування звуків на морській поверхні.

Ластоногі тварини використовують крики, гавкання, ревіння, ричання та пирхання. Морські слони, наприклад, утворюють різноманіття гарчань та ревів. Деякі ластоногі утворюють високочастотні клацання, свистіння та імпульсні звуки, які виникають завдяки іншим системам, ніж голосова.

Риби.. Механізми утворення звуків рибами різні - звуки можуть виникати за рахунок:

стридуляції - взаємного тертя різних частин тіла, наприклад, складових частин ротового апарату в процесі харчування (такий мезанізм притаманний *Haemulon plumieri,* представникам загону *Tetraodontiformes* та родини *Scaridae),* або завдяки використанню плавців чи хребта *(Galeichtys felis, Bagre marinus, Gasterosteus aculeatus, Apeltes quadracus, Amphiprion, Hippocampus, Syngnathus louisianae);*

гідродинамічної дії – утворення звуків під час плавання;
взаємодії спеціалізованих м'язів з плавальним міхуром (***Rhinecanthus rectagulus, Aplodinotus, Holocentrus, Therapon*).** Структуру м'язів, обладнаних вузенькими борозенками, які взаємодіють з плавальним міхуром у риб *Eutrigla gurnadus (Triglidae),* наведено на рис.10.1. Спектральна область звукових коливань риб становить від 20-50 Гц до 10-12 кГц.

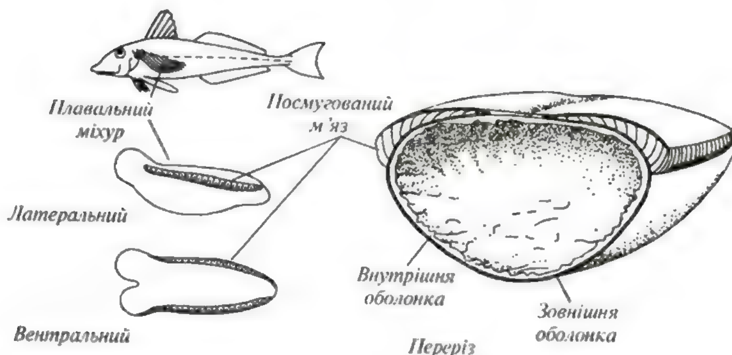


Рис. 10.1. **Структура м'язів з вузенькими борозенками, що взаємодіють з плавальним міхуром**

Комахи. Акустична сигналізація комах відіграє важливу роль у процесі комунікації комах в шлюбний період, при просторовій орієнтації в нічний час, для внутрішньовидової диференціації. Утворення акустичних сигналів здійснюється шляхом впливу на опорний субстрат, тертя спеціалізованих дільниць екоскелету, вібрації мембран, використання літальних апаратів [Єськов, 1997].

Багато тварин мають настільки малі розміри, що процес утворення звуку завдяки тільки м'язовим волокнам виявлятиметься вкрай неефективним. Вирішити цю проблему можна лише через помноження частоти звукового сигналу, що здійснюється у стридуляційному апараті комах (*Lepidoptera, Coleoptera* та *Hymenoptera*).. Незважаючи на різні анатомічні властивості стридуляційних апаратів, принципи їх дії майже однакові. Стрекотальний кантик, розміщений в одній частині апарату, рухається вздовж стрекотальної жилки, яка має періодичну структуру. Розміри елементів цієї структури становлять близько кількох мікрометрів. Протягом кожного м'язового скорочення

кантик зачіпає сотні елементів жилки, утворюючи у цьому разі звуки Так, звуки, що утворюються цикадою (<u>*Tibicen linnei*</u>) характеризуються рівнем інтенсивності 106 дб на відстані 0,5 м. Модуляція звуку досягається, коли комаха вовтузить своє черевце відносно рослини, на якій знаходиться. Так, звуки, що утворюються цикадою (*Tibicen linnei*) характеризуються рівнем інтенсивності 106 дб на відстані 0,5 м. Модуляція звуку досягається, коли комаха вовтузить своє черевце відносно рослини, на якій знаходиться

10.2. Акустична комунікація тварин

Акустичні сигнали тварин. Акустичне спілкування тварин здійснюється завдяки особливостям голосових систем, що дає можливість тваринам утворювати звуки різної інтенсивності, частоти, спектрального складу та тривалості, і, таким чином, здійснювати акустичну комунікацію між окремими тваринами та їх групами.

Акустичні сигнали птахів. Акустичні сигнали, що утворюються птахами, відрізняються інтенсивністю, частотою, часовою тривалістю. Їх можна поділити на дві основні групи – *заклики* і *співи*. Заклик можна уявити як елемент більш складного акустичного сигналу – співу. Залежність частоти й інтенсивності звукових сигналів, що утворюються птахами від часу, називають *сонограмами*. Пташині заклики відрізняються за змістом. Можливі варіації закликів двох видів птахів наведено на рис.10.2.
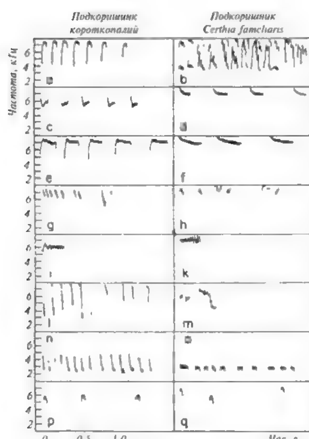


Рис. 10.2. **Можливі варіації закликів двох видів птахів** (пояснення в тексті)

Тут заклики *a-d* використовуються для позначення території та відлякування інших самців - представників цього виду. Якщо птах схоплений, він утворює звуки тревоги *e-f*. Звуки *g-k* призначені для налагодження контакту з родичем; звуки *l-m* використовують під час холодної погоди, щоб зібрати представників цього виду для сумісного сну; звуки *n-o* є сигналами годівлі пташенят, які примушують останніх відкрити рота; звуки *p-q* закликають пташенят до сну. Крім того, пташині заклики використовуються для наведення птахів до годівниці, у процесі висиджування, для впізнавання пташенят (якщо птахи мешкають у колоніях), під час міграції тощо.

Співи птахів виконують подвійну функцію. По-перше, вони інформують про власність певної території і попереджають небажаних візитерів. По-друге, спів призначений для привертання уваги статевого партнера з метою залицяння та спаровування. У деяких видів птахів вокальний дует допомагає налагодити тісний контакт між членами пари і синхронізувати взаємну поведінку у часі.

На рис.10.3 наведено сонограми співів птахів - представників різних видів одного роду (вівчариків).

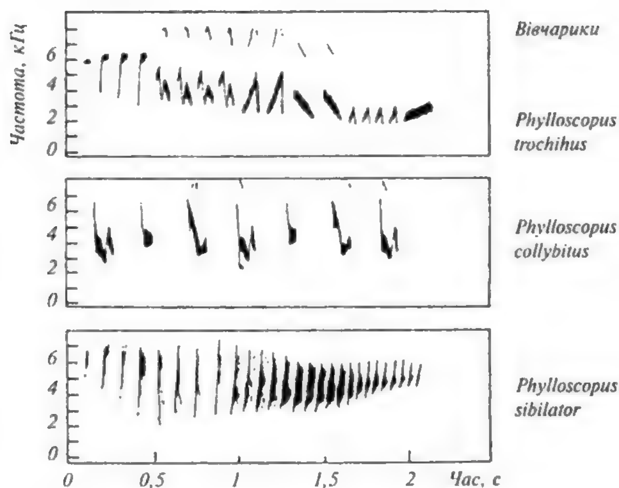


Рис. 10.3. **Сонограми співів – представників різних видів одного роду. Кожний спів триває п'ять секунд**

Видно, що всі три сонограми значно відрізняються. Характеристики цих сонограм можуть бути використані як таксономічні критерії.

Акустичні сигнали, що утворюються птахами, відрізняються інтенсивністю, частотою, часовою тривалістю. Слід відзначити, що птахи – представники певного виду – впізнають один одного завдяки *амплітудній модуляції*, яка полягає в зміні інтенсивності акустичного сигналу у часі, та *частотній модуляції* – зміні частоти акустичних сигналів.

10.3. Акустична комунікація риб

Акустичні сигнали риб поділяються на харчові, нерестові, агресивно-оборонні, групові і пов'язані з турботою про нащадків. Стридуляційні звуки нагадують скрегіт і скрип; частота їх займає значну область – від 20 Гц до 12 кГц. Гідродинамічні звуки складаються з низькочастотних сигналів (20 Гц - 5 кГц), які утворюються за рахунок руху плавців і тіла риби, і високочастотних звуків, що забезпечуються рухом внутрішніх органів. Звуки, що виникають за рахунок взаємодії м'язів з плавальним міхуром займають область 40 Гц - 2,5 кГц і являють собою серію імпульсів.

Звуки, що утворюються рибами, призначені також для захисту території; кожний вид здатний генерувати звуки, що відрізняються частотою та тривалістю звукових імпульсів.

10.4. Акустична комунікація комах

Бджоли утворюють звуки, зумовлені діяльністю крилових пластин та тораксу. Спектр звуків бджоли займає область 8–12 кГц. Звукові сигнали, які утворюють бджоли, використовуються для передачі іншим бджолам сім'ї інформації про виявлення корму; інтенсивність, частота і тривалість звукових посилань залежать від рівня вентиляції, пори року, температури, наявності корму, відстані до годівниці.

Із усіх бджіл роду *Apis* найбільш довершеною суспільною організацією характеризуються медоносні (*Apis mellifera*) та індійські (*A. indica* або *A. cerana*) бджоли. У процесі спілкування бджоли утворюють звуки, зумовлені діяльністю крилових пластин та органа, що утворює звук – тораксу.

Звукові сигнали, які утворюють бджоли, використовуються для повідомлення членів родини про виявлення корму. В процесі кормової мобілізації так звані фуражири медоносних бджіл виконують своєрідний танок та надають іншим членам вулика інформацію щодо напрямку розташування, джерела харчування, відстані до нього та кількості в ньому пилку і нектару (Рис. 10.4). Тривалість лінійної ділянки вісімки в танці бджоли в 1 секунду відповідає 1 км відстані до джерела корму. Робоча бджола передає інформацію членам родини щодо відстані від вулика до виявленого корму та напрямку до джерела за допомогою кута α відносно розташування Сонця [Wenner, A.M. 1964] (Рис. 10.5).



Рис.10.4. **Виконуючи танець, бджоли, які виявили нектар, надають іншим членам вулика інформацію щодо напрямку розташування, джерела харчування, відстані до нього та кількості в ньому пилку і нектару** [Wenner, A.M. 1964].

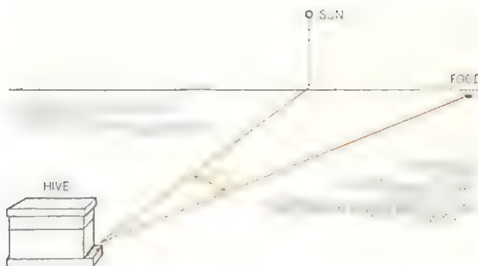


Рис.10.5.. **Робоча бджола передає інформацію членам родини щодо відстані від вулика до виявленого корму та напрямку до джерела за допомогою кута** α **відносно розташування Сонця** [Wenner, A.M. 1964]

Звукові сигнали, що створюються бджолою під час танцю, несуть інформацію про розташування до джерела корму та відстань до нього (Рис. 10.6).

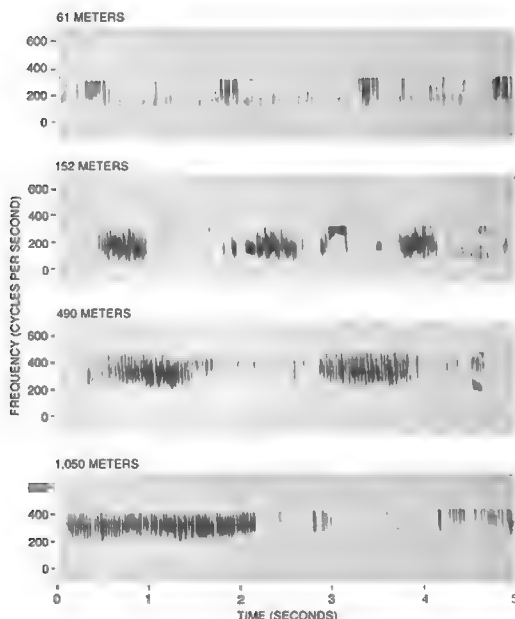


Рис.10.6. **Звукові спектрограми бджоли. Тривалість звукового сигналу пропорційна відстані до годівниці** [Wenner, A.M. 1964].

Поміж акустичних сигналів, які утворюють бджоли, можна виділити також вібрації тораксу маток. Слід відрізняти два тип вібраційних сигналів матки – "пікання" та "квакання" (Рис.10.7). Перший тип сигналу характеризується набором звукових повідомлень, частота яких збільшується (Рис.10.7,*а*). Цей тип сигналу характеризується початковим зростанням амплітуди (Рис.10.7,*б*). Другий тип сигналу (Рис.10.7,*в*) характеризується послідовністю короткочасних (< 200 мс) звуків [Wenner, A.M. 1964].

Такі сигнали дозволяють забезпечити акустичну комунікацію першої, що вийшла з ройового маточника, матки зі своїми сестрами, готовими до виходу.

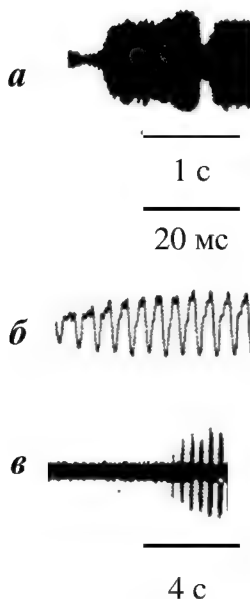


Рис. 10.7. **Два типи акустичних сигналів, що створюються матками**: *а* – перший тип (”пікання“) як набір звукових повідомлень, частота яких збільшується; *б* – початкове зростання амплітуди першого типу сигналів; *в* – другий тип (“квакання“), що характеризується послідовністю короткочасних (< 200 мс) звуків [Wenner, A.M. 1964]

Більш детальну інформацію про параметри акустичних сигналів, що створюються бджолами, можна знайти в роботах [Wenner, 1964; Еськов Е.К. 1975, 1979, 1981; Kirchner, 1993]. Втім, практичне використання отриманих результатів ускладнюється їх суперечливістю [Тобоев, 2010].

Наземні та водні тварини, птахи, риби, амфібії, рептилії утворюють звуки в межах частотного діапазонуЮ притаманному голосовій системі людини, а саме 20-20000 Гц. Втім, деякі тварини використовують ультразвуковий або інфразвуковий діапазони 9Табл. 10.1).

10.1. Частотний діапазон та максимальна акустична чутливість живих організмів

Живі організми	Частотний діапазон	Максимальна чутливість
Земні тварини		
Корова	23 Гц – 35 кГц	
Кінь	55 Гц –33,5 кГц	2 кГц
Вівця	100 Гц – 30 кГц	10 кГц
Морські тварини		
Пляшконосий дельфін	250 Гц – 150 кГц	
Морська свинка	40 Гц – 150 кГц	
Зубатий кит	40 Гц – 325 кГц	
Гладенький кит	Менше, ніж 5000 Гц	
Птахи		
Канарейка	250 Гц – 8 кГц	
Сова	200 Гц – 12 кГц	2 кГц
Курки	125 Гц – 2 кГц	
Риби		
Тріска	2 – 500 Гц	20 Гц
Срібний карась	5 –2000 Гц	400 Гц
Срібний окунь	250 – 300 Гц	1000 Гц

10.5. Ехолокація тварин

Ультразвукова комунікація тварин. Тварини утворюють та використовують ультразвукові коливання з метою *ехолокації* – випромінювання ультразвукових хвиль у простір та сприймання відбитого сигналу для отримання інформації щодо розташування, розмірів та руху об'єктів або для навігації. Крім того, комахи використовують ультразвук для соціальної комунікації.

Кажани (*Vespertiloidei*) використовують ультразвукові сигнали для знаходження жертв, фруктів та дерев або для орієнтації у просторі. Деякі з них (*Microchiroptera*) видобувають короткочасні клацання, тоді як інші (*Microchiroptera*) генерують частотно-модульовані або з постійною частотою імпульси. Частотний діапазон ультразукових сигналів, що утворюються кажанами, становить 14000–100000 Гц. Частота імпульсів може варіювати від 4–10 до 150–200 імпульсів за секунду.

Приклад
Визначити відстань, яку проходять імпульси кажана, які він посилає з частотою 4 імпульси за секунду.
Розв'язок
Звуковий імпульс створений кажаном проходить подвійну відстань d від кажана до об'єкта зі швидкістю υ за проміжок часу t. Всі ці параметри пов'язані співвідношенням:

$$\upsilon = \frac{2d}{t}.$$

Звідси відстань, яку проходить імпульс, визначиться за виразом:

$$d = \frac{\upsilon t}{2}.$$

Підставляємо числові дані:

$$d = \frac{340 м/с \cdot 0,25 с}{2} = 43 \text{ м.}$$

Контрольне завдання
Визначити відстань, яку проходять імпульси кажана, які він посилає їх з частотою 200 імпульсів за секунду.
Відповідь: 0,85 м.

Собаки Частотний діапазон сприйнятливості ультразвукових коливань собаками становить 18−22 кГц. Цю здатність використовують власники собак для подавання команд спеціальними ультразвуковими свистками.

Кішки. Верхня границя сприйнятливості ультразвукових коливань кішками дорівнює 50 кГц, що дає можливість відчувати високочастотні крики жертв та полювати на них.

Китові, такі як зубаті кити, дельфіни, ластоногі використовують ультразвукові коливання для знаходження підводних об'єктів та комунікації. Частотний діапазон дельфінів становить 0,25−150 кГц; низькочастотні (0,25−50 кГц) сигнали використовуються для спілкування, тоді як високочастотні (50−150 кГц) – для ехолокації. Кожний дельфін має свою власну гаму ультразвукових свистків, які являють собою ультразвукові імпульси тривалістю 50−128 мкс. Ці сигнали відбиваються від конфокальної за формою кістки у черепі, після чого фокусуються спеціальним органом ліпідної природи (*melon*), який виконує функції лінзи (рис. 10.8).

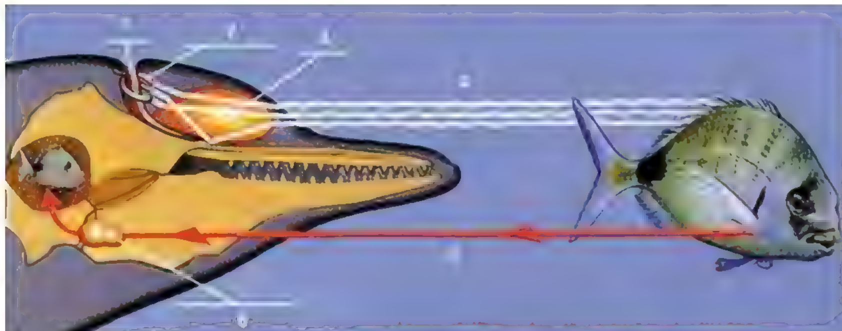


Рис. 10.8. **Ехолокаційна система дельфіна:** 1 – дихальцева порожнина; 2 – носовий мішок; 3 – мелон; 4 – ультразвукові хвилі; 5 луна; 6 – внутрішнє вухо

Ультразвукові коливання, що генеруються дельфіном, поширюються у водному середовищі зі швидкістю 1500 м/с, відбиваються від підводного об'єкта та потрапляють у заповнені жиром порожнини в кістках нижньої шелепи, звідки передаються до слухового апарату дельфіна. Завдяки цьому дельфін здатний визначати напрямок до жертви, її місцезнаходження, розміри, форму та швидкість руху

Риби. Деякі види риб (*Alosinae*) здатні детектувати ультразвукові сигнали частотою до 180 кГц; інші (*Clupeidae*) – до 4 кГц.

Комахи. Природа нагородила метеликів здатністю детектувати ультразвукові сигнали частотою до 80 кГц, що випромінюються кажанами, з тим, щоб запобігти атаки хижака. Крім того, метелики (*Pyralidae*: *Ephestia cautella* (Walker), *Ephestia kuehniella* Zeller, *Plodia interpunctella* (Hübner)) самі видобувають ультразвукові коливання крилами для залучання статевих партнерів. Мурашки, представники роду *Ectatomma*, застосовують ультразвукові сигнали з частотою до 75 кГц, що генерується завдяки руху окремих частин тіла, для комунікації.

Живі організми та інфразвук. Люди чутливі до інфразвуку проявами жаху, збудження, неспокою, засмучення, нудоти, дисбалансу та просторової дезорієнтації.

Основним наслідком дії інфразвуку на живий організм є порушення органів балансу, а саме – вестибулярного апарату. Для дослідження впливу інфразвуку на людину або тварину використовували спеціальні генератори та гучномовці, які

працювали в діапазоні 1–200 Гц з рівнем інтенсивності до 146 дб. Оцінку впливу інфразвуку здійснювали шляхом реєстрації характеру і ступеня обертання очних яблук пацієнта, які оберталися у протилежних напрямках з частотою 0,7–1,5 $с^{-1}$. Цей періодичний рух під назвою *ністагм* свідчить про порушення вестибулярного апарату. Реєстрацію ністагму здійснюють через вимірювання корнеально-ретинового потенціалу; техніка вимірювання цього потенціалу називається *електроністагмографією.* Ністагматичний відгук організму залежить від інтенсивності інфразвукового стимулу і тривалості дії його на організм, а також від частоти інфразукових коливань.

Можливим механізмом впливу інфразвуку на живі організми слід вважати зміщення перілімфи – рідини, що заповнює внутрішнє вухо, за рахунок періодичних змін тиску, які передаються цієї рідині через овальне віконце. В свою чергу, зміщення перілімфи призводять до деформації волоскових клітин.

Психологічний вплив інфразвуку пов'язаний з такими ефектами як нудота, сонливість, летаргія, почуття жаху або боязні. Інфразвук значної інтенсивності спроможний викликати зміни слухової чутливості, пошкодження барабанної перетинки, болісні відчуття, ускладнення мовлення і модуляції голосу, порушення респіраторної активності, зміни α-ритмів мозку. Кити, слони, бегемоти, носороги, жирафи, алігатори, тигри використовують інфразвук для спілкування між собою на відстані та навігації.

Так, азіатські слони (*Elephas maximus*) утворюють інфразвукові сигнали в діапазоні 14−24 Гц інтенсивністю 70−100 дб, тоді як африканські слони (*Loxodonta Africana*) утворюють інфразвукові сигнали в діапазоні 14−35 Гц інтенсивністю до 90 дб. Ці сигнали дозволяють слонам спілкуватися на відстані до кількох кілометрів, запобігати зустрічі з браконʼєрами та попереджати інших слонів щодо небезпечних ситуацій, знаходити джерела води, шукати статевих партнерів, збиратися разом в умовах поганої видимості.

Інфразвук утворюється завдяки руху повітря через носовий прохід. Великі вуха слонів якнайкраще пристосовані для сприймання інфразвуку. Низькі інфразвукові частоти відповідають великим довжинам хвиль, які відбиваються лише від великих за розмірами обʼєктів, що дає можливість слонам спілкуватися у лісі, чагарниках тощо.

Жираф (*Giraffe camelonardalis reticulate*) має здатність генерувати інфразвукові коливання від 15 Гц (60 дб) до 250−275 Гц (30 дб) з домінантними частотами в області 20−40 Гц.

Кити (*Cetacea*) використовують інфразвук під час пошуків статевих партнерів та спаровування, оскільки інфразвукові коливання поширюються у водному середовищі на велику відстань (до 4800 км). Крім того, кити здатні паралізувати інфразвуком кальмарів та риб при полюванні.

Тигри (*Panthera tigris*) використовують інфразвукові сигнали частотою 18-20 Гц для спілкування у лісі та чагарниках. Інфразвукова компонента голосного реву тигрів дає можливість лякати та паралізувати жертв.

Хамелеон (*Chamaeleon*) характеризується здатністю генерувати та детектувати інфразвукові хвилі. Представники підродини *Chamaeleonidae* мешкають на деревах, де застосовують інфразвук для залицянь та територіальних домагань, тоді як представники підродини *Brookesiinae*, що мешкають на земній поверхні або в облетілому листі, використовують інфразвук для захисту від ворогів.

Вважається, що птахи, які мігрують, застосовують природні інфразвукові коливання (наприклад, від турбулентних потоків повітря у гірських районах) для навігації.

Є інформація, варта подиву, відповідно до якої тварини запобігають впливу цунамі та покидають небезпечні зони завдяки їхньої здатності реєструвати інфразвукові коливання, що супроводжують поширення океанських хвиль, та реагувати на них.

1.6. Вплив шуму на живі організми

Розрізняють такі рівні шуму:

Слабкий

30 дб – шепотіння, тиха бібліотека

Помірний

40–50 дб – помірний дощ, спокійна кімната

Інтенсивний

60–80 дб – будильник, дорожній рух, пилосос

Дуже інтенсивний

90–110 дб – газонокосарка, дриль, рок-музика, автострада, барабани

Який викликає болісні відчуття

120–150 дб – відбійний молоток, пожежна сирена, реактивний двигун

Шумове забруднення – це небажані для навколишнього середовища звукові коливання, які утворює людина або механізми. Шумове забруднення навколишнього середовища стало великою загрозою для здоров’я людини. Протягом дня мешканці великих міст примушені терпіти шумові перевантаження на рівні 65–70 дб і більше. Є прямий зв’язок між інтоксикацією шумом і серцевими хворобами. В зонах великих аеропортів, де рівень шумів досягає 100 дб, збільшився продаж снотворних ліків, а діти цих районів гірше засвоюють навчальний матеріал. Шум, величиною 90 дб викликає різноманітні фізіологічні порушення. Верхня границя для людини становить 140 дб, при 160–170 дб відбувається руйнування барабанної перетинки вуха людини. Крім того, шум може бути причиною руйнування органу Корті, бо найбільш уразливими серед всіх елементів слухового аналізатора від дії шуму високої інтенсивності є волоскові клітини внутрішнього вуха. Причому, якщо волоскові клітини зазнають серйозного пошкодження, вони вже не здатні відновлювати свої функції і бути заміщеними іншими клітинами. Наслідком цього може бути часткова або повна втрата слуху.

Для кількісної оцінки впливу шуму на слух використовують параметр, що характеризує зміну слухової чутливості – *індукований шумом пороговий зсув (ІШПЗ),* який визначається шляхом вимірювання порогу слухової чутливості до і після дії шуму. Цей зсув може бути тимчасовим або постійним залежно від параметра шуму (інтенсивності, тривалості, частотного складу).

Слух здатний відновлюватися після припинення дії шуму на рівнях інтенсивності, що не перевищує 30 дб, вже через 16–24 год. Слід зазначити, що для помірних рівнів шумового впливу процес відновлення слуху характеризується лінійною залежністю від часу у логарифмічному масштабі. Вплив більших рівнів інтенсивності викликає безповоротні пошкодження волоскових клітин, що призводять до сталого порогового зсуву. Експерименти на тваринах, які зазнали впливу акустичного шуму різної частоти, з наступним гістологічним аналізом кількості пошкоджених волоскових клітин у внутрішньому вусі свідчать про те, що поріг слухової чутливості зменшується в області 10^3–10^4 Гц. Кількість волоскових клітин, що залишилися, може досягати при цьому лише 40 відсотків від норми.

На здоров’я людини впливає шум невеликої інтенсивності, але тривалий; високочастотний шум; імпульсний шум.

Крім того, шум викликає порушення тиску крові, серцевої діяльності, притупляє увагу, збільшує утомленість, дратівливість.

Звичайно, вплив шуму на людину залежить як від рівня інтенсивності звуку, так і від тривалості дії джерела шуму.

Рекомендовані норми шуму в приміщеннях і на територіях становлять: 30–35 дб на територіях заповідників; 34–37 дб у спальних приміщеннях (будинки, лікарні, квартири); 56–66 дб у приміщеннях магазинів, заводів тощо.

Аудиторні завдання

1. Інтенсивність звукового імпульсу, створеного кажаном в процесі ехолокації на відстані декількох сантиметрів, складає 10^{-2} Вт/м^2. Оцінити рівень інтенсивності в децибелах.
2. Визначити відстань, яку проходять імпульси кажана, які він посилає з частотою 4 імпульси за секунду. Швидкість поширення звуку у повітрі при 20 ^{0}С становить 343 м/с.
3. Визначити відстань, яку проходять імпульси кажана, які він посилає їх з частотою 200 імпульсів за секунду.
4. Оцінити інтенсивність звуку, що викликає болісні відчуття.
5. Визначити, скільком децибелам відповідає шкала рівнів інтенсивностей звуку ($I_{min} = 10^{-12}$ В/м^2; $I_{max} = 10$ Вт/м^2).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Як утворюють звуки ссавці? птахи? риби? комахи?
2. В чому полягає принцип аудіометрії?
3. Назвати основні процеси, що супроводжують взаємодію звукових хвиль з навколишнім середовищем.
4. Чим відрізняються акустичні характеристики води і повітря?
5. Як здійснюється акустична сигналізація птахів? риб? комах?

11. АКУСТОБІОЛОГІЯ

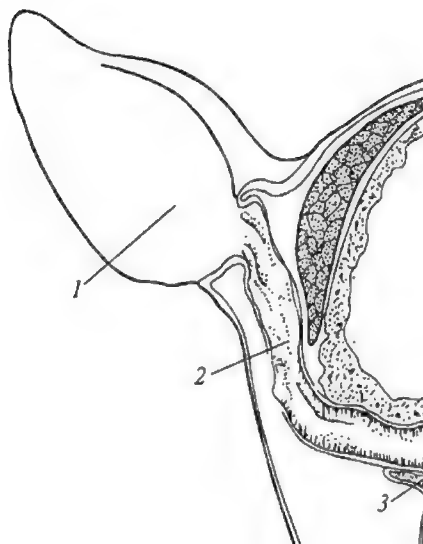
Розділ біофізики, що вивчає будову і фізичні принципи функціонування слухового аналізатора тварин, процеси акусторецепції і вплив акустичних сигналів на тварин, зветься *акустобіологією*.

Система, яка перетворює енергію зовнішнього акустичного подразнення у послідовність нервових імпульсів, називається *слуховим аналізатором*. Слуховий аналізатор ссавців складається із зовнішнього, середнього і внутрішнього вуха, пов'язаних з центральною слуховою нервовою системою.

11.1. Акусторецепція у ссавців

Слуховий аналізатор людини і високоразвинених тварин складається з зовнішнього, середнього і внутрішнього вух, зв'язаних з центральною слуховою нервовою системою.

Зовнішнє вухо складається із *вушної раковини* (звуковловлювача) і *слухового проходу*. Вушна раковина є рупором, який направляє звукові коливання в слуховий прохід. У багатьох тварин (коней, кіз тощо) вушні раковини рухливі; за рахунок скорочення м'язів тварина обертає вушні раковини відносно поздовжньої осі, може нахиляти їх уперед, назад, убік з тим, щоб направити раковини у бік розташування джерел звуку і забезпечити краще сприймання звуків. Функції зовнішнього вуха полягають в оптимізації та підсиленні найважливіших звукових частот, що доцільно з точки зору комунікації живих істот між собою та їх виживання. У просторі, створеному слуховим проходом і середнім вухом, формується стояча хвиля (рис. 11.1). При рівності довжини цього простору чверті довжини хвилі звуку має місце *резонанс* – відносно великий селективний (вибірний) відгук коливальної системи на періодичний вплив з частотою, близькою до частоти її власних коливань. Під час резонансу відбувається різке зростання амплітуди вимушених коливань системи. Максимальна чутливість слухового аналізатора проявляється саме до резонансних частот.



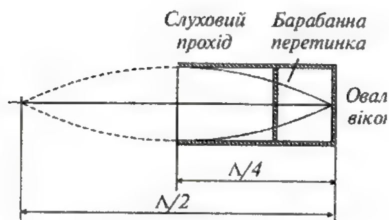


Рис. 11.1. **Формування стоячої хвилі у просторі, створеному слуховим проходом і середнім вухом:** 1 – вушна раковина; 2 – слуховий прохід; 3 – барабанна перетинка

Приклад

Довжина слухового проходу і середнього вуха людини – 2,5 см. Визначити резонансну частоту слухового аналізатора людини.

Розв´язання

Підставляючи числові значення у співвідношення між частотою звуку ν зі швидкістю поширення *V* та довжиною хвилі *Λ*, маємо:

$$\nu = \frac{\upsilon}{\Lambda} = \frac{340\, м/с}{4 \cdot 2{,}5 \cdot 10^{-2}\, м} = 3400 \text{ Гц.}$$

Контрольне завдання

Визначити резонансну частоту для слухового аналізатора слона, довжина слухового проходу і середнього вуха якого складає 20 см.

Відповідь: 425 Гц.

Середнє вухо тварини, відокремлене від зовнішнього *барабанною перетинкою*, складається з *барабанної порожнини*, *слухових кісточок* (*молоточка*, *коваделка* і *стремінця*) та *слухової труби* (рис. 11.2). Функції середнього вуха обмежуються передачею звукових коливань від зовнішнього середовища до ендолімфи, підсиленням слабких звукових сигналів і забезпеченням безпечного приймання інтенсивних сигналів.

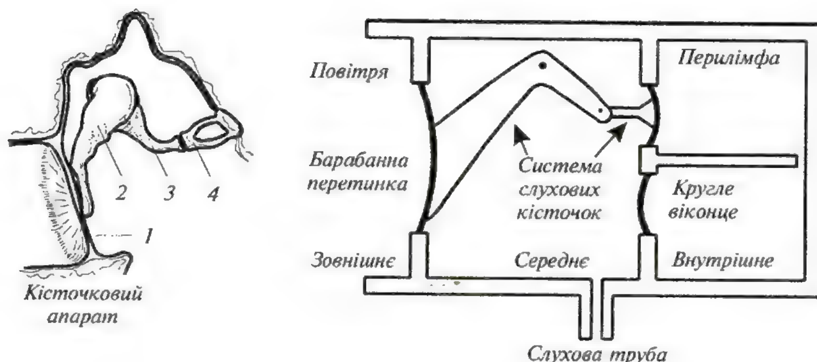


Рис. 11.2. **Кісточковий апарат середнього вуха та модель, що пояснює функціонування середнього вуха**: 1 – барабанна перетинка; 2 – молоточок; 3 – коваделко; 4 – стремінець

Процес підсилення реалізується за рахунок збільшення тиску, що пов'язано з відміною площі барабанної перетинки та *овального віконця*, яке зв'язане із стремінцем і відокремлює середнє вухо від внутрішнього; підсилення тиску становить близько 20–25 разів.

Крім того, кісточковий апарат виконує функції важеля, який дає виграш в силі приблизно в 2,5 рази. Загальний рівень підсилення звукових коливань середнім вухом становить, таким чином, близько 50–60 разів.

Приклад

Площа барабанної перетинки – $S_1 = 55$ мм^2, а площа овального віконця – $S_2 = 3{,}2$ мм^2. Виграш у силі важеля, утвореного системою слухових кісточок, становить 1,3. Оцінити рівень підсилення слабких акустичних сигналів у процесі передачі середнім вухом зовнішнього звукового тиску внутрішньому вуху.

Розв΄язання

На барабанну перетинку діє сила F_1, що створює звуковий тиск p_1:

$$F_1 = p_1 S_1.$$

На овальне віконце внутрішнього вуха діє сила F_2, що спричинює звуковий тиск p_2:

$$F_2 = p_2 S_2.$$

Важіль, створений системою слухових кісточок, дає виграш в силі, що дорівнює:

$$\frac{F_1}{F_2} = \frac{l_2}{l_1} = \frac{p_1 S_1}{p_2 S_2}.$$

Звідки:

$$\frac{p_2}{p_1} = \frac{S_1 l_1}{S_2 l_2} = \frac{55 \cdot 10^{-6} м^2}{3{,}2 \cdot 10^{-6} м^2} \cdot 1{,}3 = 22.$$

Внутрішнє вухо складається з трьох спіральних каналів – *вестибулярного*, *середнього* і *барабанного*, причому середній канал відокремлений від вестибулярного *мембраною Рейсснера*, а від барабанного – *базилярною мембраною*. На проксимальному кінці (що міститься ближче до осі тіла) барабанного каналу знаходиться *кругле віконце*, що виконує функції демпфера. Акусторецепторами є *волоскові клітини*, які зв'язані з базілярною мембраною; ці клітини оснащені *війками*. Базилярна і покровна мембрани, волоскові клітини, з'єднані з *нервовими волокнами*, утворюють *кортієв орган*.

Функції внутрішнього вуха полягають у частотному аналізі звукових сигналів. Згідно з сучасними уявленнями, коливання, збуджені стремінцем в овальному віконці, викликають хвильові рухи базилярної мембрани у вигляді *біжучої хвилі* (рис. 11.3).

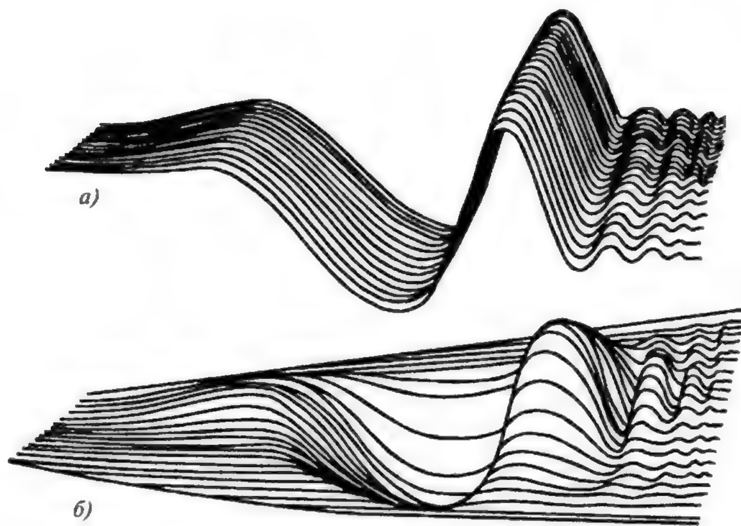


Рис. 11.3. **Хвильові рухи базилярної мембрани у вигляді біжучої хвилі**

Розташування максимуму біжучої хвилі залежить від частоти звукового сигналу – низькі частоти стимулюють верхівкові ділянки мембрани, тоді як високі – основу мембрани (рис. 11.4).

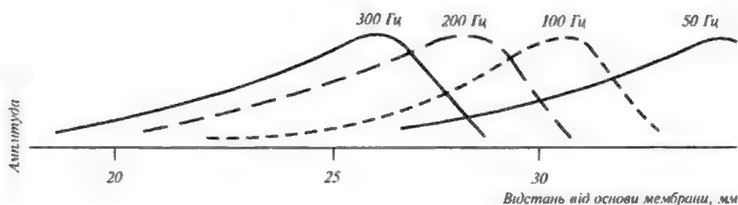


Рис. 11.4. **Залежність розміщення максимуму біжучої хвилі від частоти звукового сигналу**

Зміщення базилярної мембрани передаються волосковим клітинам, над якими знаходиться покривна мембрана. Внаслідок деформації базилярної мембрани покривна мембрана також починає рухатися, але, за рахунок різних систем закріплення обох мембран (дві точки опори у базилярній мембрани й одна – у покривній) на війки волоскових клітин діє з боку покривної мембрани сила зміщення (рис. 11.5); вигин війок призводить до збудження зв'язаних з волосковими клітинами волокон слухового нерва.

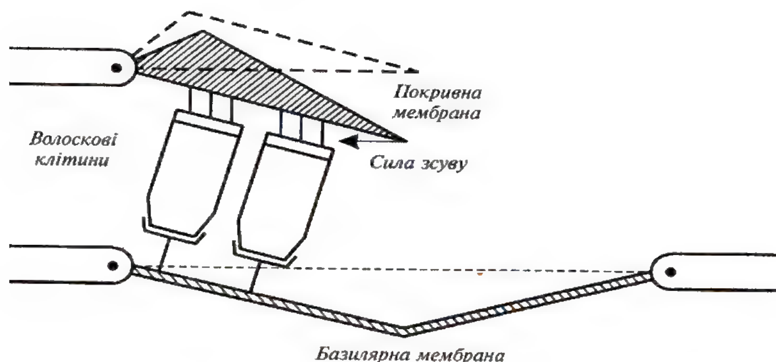


Рис. 11.5. **Виникнення сили зсуву, що діє на волоскові клітини завдяки руху покривної та базилярної мембран**

Автору теорії біжучої хвилі Георгу фон Бекеші було присуджено в 1961 р. Нобелівську премію. Таким чином, звукова хвиля викликає коливання базилярної мембрани з амплітудою, локалізованою в певних ділянках мембрани. Внаслідок цього має

місце локалізоване збудження волоскових клітин кортієвого органа залежно від частоти звукового сигналу.

Таким чином, звукова хвиля викликає коливання базилярної мембрани з амплітудою, локалізованою в певних ділянках мембрани. Внаслідок цього має місце локалізоване збудження волоскових клітин кортієвого органа залежно від частоти звукового сигналу.

Визначення місця знаходження джерела звуку базується на здатності тварини сприймати різницю фаз та інтенсивність звукових хвиль, що досягають лівого та правого вух. Явище визначення напрямку, звідки виникає звук, тваринами, називають *бінауральним ефектом.*

Внутрішнє вухо різних тварин характеризується певними морфологічними особливостями. Структуру завитки корови наведено на рис.11.6 – загальна довжина її становить 38 мм, причому сама завитка скручена в 3,5 оберти. Відгук завитки корови починається з 50 Гц.

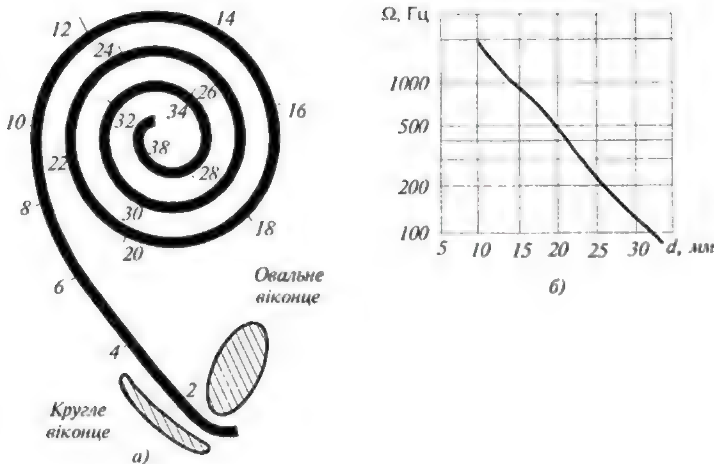


Рис. 11.6. **Слуховий аналізатор корови**: *а* – структура завитки; *б* – залежність положення максимуму біжучої хвилі від частоти звукового сигналу

11.2. Акусторецепція у птиці

Слух відіграє значну роль у повсякденному житті птахів під час їх відпочинку або насиджування. Крім того, слух виконує важливі функції у процесі комунікації на довгих відстанях у місцях з обмеженою видимістю. Особливий інтерес являють співучі птахи через складність і значущість їх акустичних комунікаційних систем. Птахам, що ведуть нічний спосіб життя (наприклад, совам), притаманна надзвичайно висока слухова чутливість; у той же час, комунікаційний репертуар їх відносно примітивний.

Слуховий апарат птиці характеризується певними відмінами від слухового аналізатора ссавців. Зовнішнє вухо представлено коротким, широким і складним за рельєфом слуховим каналом, який веде до барабанної перетинки. У багатьох птахів зовнішня частина слухового каналу оточена спеціалізованими пір'ями, що утворюють своєрідну вирву, яка виконує функції ефективного звукового колектора. Особливо розвинені такі заглиблення параболічної форми у сов. Середнє вухо складається з довгої тонкої кістки, що з'єднує барабанну перетинку з овальним віконцем. Внутрішнє вухо складається із короткої вигнутої завитки, довжина якої становить 4-10 мм. Так, завитка курча має довжину близько 5 мм; відгук завитки починається з 100 Гц.

Птахи здатні відрізняти амплітудно та частотно модульовані акустичні сигнали. Так, канарка в змозі розрізняти рівні інтенсивності звуку у 1,5 дб, тоді як голуб – у 3 дб. Дивує здатність птахів реагувати на невеличкі зміни частоти акустичних сигналів: частоти, з якими починають і закінчують своє акустичне спілкування птахи, становлять приблизно 10 Гц в області 500 Гц та близько 20 Гц в області 1-2 кГц.

11.3. Акусторецепція у риб

Згідно із загальноприйнятими поглядами слухову функцію несе орган рівноваги - лабіринт, зокрема його нижня частина (*Lagena* та *Sacculus*). Основним акусторецептором риб є отолітовий орган, який складається з отолітів і волоскових клітин (рис.11.7).

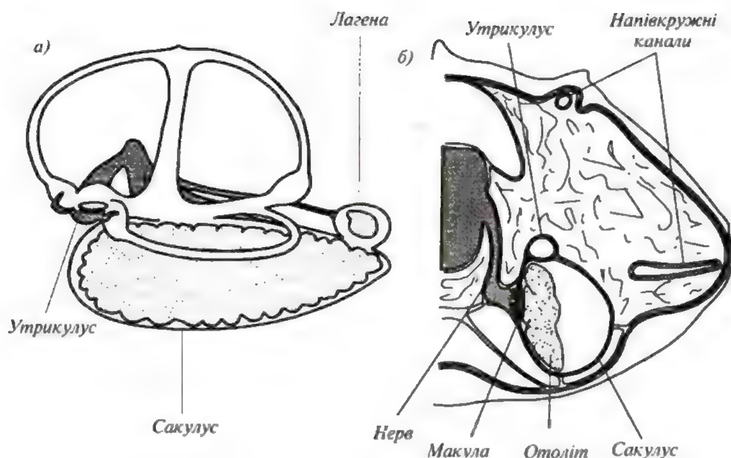


Рис. 11.7. **Слуховий аналізатор риби**: *а* – система трьох ортогональних напівкружних каналів; *б* – переріз черепа на рівні переднього сакулуса

Звукові хвилі проходять через тіло риби з невеликим опором і викликають рух волоскових клітин. Оскільки отоліти мають більшу густину, ніж вода і тканини риби, відгуки отолітів і волоскових клітин на звукові коливання відрізняються. Через різницю рухів отолітів і волоскових клітин відбувається деформація останніх, що надає в мозок інформацію щодо навколишньої звукової ситуації.

Розділяють два типи слухових аналізаторів у риб - пов'язаних із плавальним міхуром, та таких, що позбавлені останнього. Так, у кісткових риб плавальний міхур відзначається багатофункціональністю - за допомогою його риба відчуває гідростатичний тиск, підтримує рівновагу, утворює звуки, дихає. Плавальний міхур здатний розширюватися і скорочуватися у відповідь на звукові хвилі і передавати звукову інформацію через модифіковані позвонки (чотири пари рухливо поєднаних кісточок) внутрішньому вуху (рис.11.8).

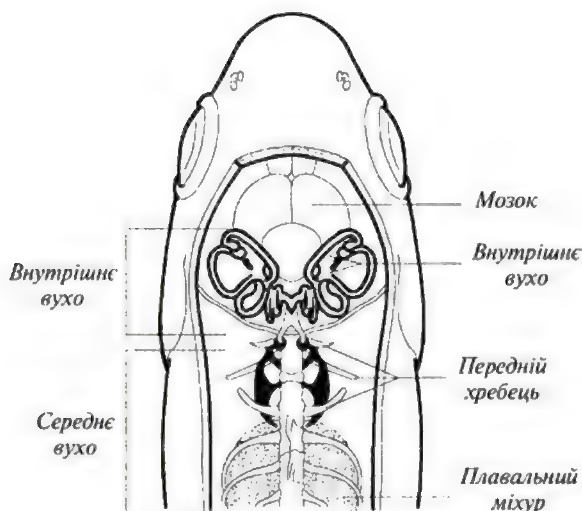


Рис. 11.8. **Акусторецептор у кісткових риб** (пояснення в тексті)

Така кісточкова система отримала назву *Веберова апарату.* Плавальний міхур виконує функцію своєрідного резонатора, настроєного на звукові сигнали певної частоти і забезпечуючого їх підсилення. Риби, які не мають плавального міхура, використовують для перетворення звукових коливань у механічні повітряні порожнини, що зв ’язані з внутрішнім вухом. Важливу роль у сприйнятті звуку відіграє сейсмосенсорна система з точки зору аналізу акустичної ситуації поблизу джерела звуку і рецепції зміщення частинок води.

Спектр сприймання звукових частот, чутливість до звукових коливань, здатність розпізнавати звукові тони відрізняються у різних видів риб. У цілому можна говорити про нижню межу 16-100 Гц та верхню 488-8000 Гц. У цьому діапазоні здатність сприймати більш високі (4000-8000 Гц) звукові частоти належить рибам, які мають плавальний міхур і Веберів апарат; їм же притаманна й більш висока

абсолютна чутливість слуху (–70 дб) порівняно з рибами, що позбавлені плавального міхура (0 - –50 дб).

11.4. Акусторецепція у бджіл

Бджоли здатні реагувати на коливання частинок повітря завдяки чутливим органам *sensilla scolopophora*, які розташовані в антенах та у верхніх частинах гомілок кінцівок. Під впливом звуку волоскові сенсили починають згпнатися; кут згину залежить від частоти та інтенсивності звуку. У відповідь на звукові сигнали акусторецептори генерують електричні імпульси; кількість цих імпульсів і тривалість інтервалів між ними визначаються структурою акустичних стимулів. Впливає на кількість імпульсів і температура. Система акусторецепторів забезпечує бджолам бінауральний слух, тобто здатність визначати напрям до джерела звуку.

Для допитливих

Найбільша потужність звуку належить киту (*Balaenoptera*) – 10 Вт; звук було чути на відстані 10000 км.

Найкращий слух у сови (*Tyto alba*) та у віргінського пугача (*Bubo virginianus*).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Який процес називають хвильовим?
2. Що таке пружні хвилі?
3. В яких частотних діапазонах знаходяться звукові, ультразвукові та інфразвукові хвилі?
4. Назвати основні характеристики звукових коливань.
5. Що таке суб'єктивні характеристики звукових коливань?
6. Чим визначається повна енергія, що переноситься звуковою хвилею?
7. Що таке рівень інтенсивності звуку?
8. Що таке ефект Допплера?
9. Що таке хвильовий опір?
10. Які фізичні процеси відбуваються під час поширення звуку в навколишньому середовищі?
11. Що називають ультразвуком? Сформулювати характерні ознаки ультразвуку.
12. Назвати методи генерації ультразвуку.
13. Від чого залежить глибина проникнення ультразвуку?

14. Чим визначається розбіжність ультразвукової хвилі у середовищі?
15. Пояснити основні механізми впливу ультразвуку на біологічні об'єкти.
16. Що називають кавітацією?
17. Що таке інфразвук?
18. Як впливає інфразвук на людину?
19. Дати визначення терміну "шум".
20. Як розподіляється шум за інтенсивністю? частотою?
21. Що таке шумове забруднення?
22. Назвати методи вимірювання шуму.
23. У чому полягають функції зовнішнього вуха?
24. За рахунок чого підсилюються звукові сигнали в середньому вусі?
25. Як відбувається аналіз частоти звукових сигналів у внутрішньому вусі?
26. Як використовується ультразвук у тваринному світі?
27. Назвати можливі застосування ультразвуку в медицині.
28. Як впливає інфразвук на живі організми?

12. НЮХ І СМАК

12.1. Нюх

Нюх – це процес сприйняття запаху живим організмом. Нюхові клітини безхребетних розташовані на шкіряному покриві; у членистоногих ці клітини утворюють особливі органи – сенсили; у нижчих хребетних нюхові клітини розміщені в нюхових мішках, у вищих тварин і людини вони утворюють рецепторний шар нюхової порожнини.

Для багатьох тварин важливим і навіть вирішальним способом комунікації є висилання хімічних сигналів. Хімічні леткі речовини, що створюються твариною і викликають специфічний відгук у інших представників того ж самого виду, називаються *феромонами* або *одорантами.* Тварини здійснюють і реалізують такий нюховий зв'язок для проголошення права на ту чи іншу територію, прокладання сліду, пошуків корму, утворення сигналу небезпеки, спілкування тварини з потомством, привертання статевих партнерів з метою спаровування і розмноження, орієнтації у просторі та навігації, підтримки певної соціальної ієрархії. Хімічні сигнали характеризуються невисоким розділенням, але вони діють на значному просторовому і часовому інтервалах завдяки грунту та рослинам, на яких відкладає тварина феромони як маркери. Параметри поширення феромонів часто залежать від швидкості вітру: так, за швидкості вітру 1 м/с область поширення клуба феромона має довжину 215 м, ширину 4560 м і висоту 108 м, тоді як за швидкості вітру 5 м/с ці параметри становлять: довжина – 1820 м, ширина – 97 м, висота – 48,5 м.

Хімічна комунікація комах здійснюється завдяки феромонам, серед яких найбільш поширені статеві атрактанти. Розглянемо один з таких ідентифікованих феромонів шовковичного шовкопряда *Bombyx mori*. Самець має на голові пару великих антен (рис. 12.1), які збирають *бомбікол* – атрактант, що надсилає самка. Цей атрактант є сумішшю (10:1) саме бомбікола (складного спирту) та його альдегідної форми бомбікала. Кожна антена метелика складається з основного стержня і великої кількості волосоподібних органів, серед яких знаходяться нюхові волоски. Вартою уваги є здатність антен селективно збирати молекули бомбікола за допомогою клітин-рецепторів, що знаходяться на нюхових волосках

антени. Волосок разом з рецептором називається *сенсилою* (*sensilla trichodea*).

Кількість сенсил на кожній антені досягає 17000. Завдяки цим рецепторам самка здатна привертати самців на відстані близько одного кілометра. Контакт клітини-рецептора шовкопряда з навколишнім середовищем відбувається через пори оболонки; діаметр кожної пори дорівнює 15 нм, а кількість пор на сенсилі становить 3200. Згідно з сучасними уявленнями, рецептори фактично рахують молекули, що збуджують клітину; коли кількість імпульсів від антени перевищує 200 імп/с, самець реагує і рухається до джерела бомбікола. Механізм хімічної рецепції шовкопряда пов'язаний з поєднанням дифузійних процесів з високоефективою фільтрацією в антенах.



Рис.12.1. **Антена шовкопряда *Bombyx mori***

Проблема боротьби з малярійним комарем (*Anopheles*) також пов'язана з пошуками та ідентифікацією тих атрактантів, які висилаються людиною або твариною і привертають увагу комара.

Нюх у риб відіграє значну роль у пошуках корму, виявленні хижаків, знаходженні статевих партнерів, досягнення місць для нересту та орієнтації. Використання нюху дуже добре доведено у лосося, який починає своє життя в прісних водах річок, де він мешкає від кількох місяців до двох років залежно від виду; за цей проміжок часу він "вводить в свою пам'ять" запах прісної водойми. Далі лосось прямує вздовж течії до океану, де проводить від одного до чотирьох років, досягаючи статевої зрілості. Після цього лосось проходить близько 1500 км океанського простору, щоб досягнути річки, у верхів'ях якої він народився, для виділення ікри. Процес навігації лосося в океані ще не з'ясований достатньо; вважається, що лосось використовує цілий комплекс факторів – географічні риси місцевості, температуру, магнітні поля, небесні та хімічні орієнтири. Але міграція у річці відбувається завдяки нюху.

Нюх у птахів як наукова проблема обговорюється протягом останніх десятиріч. Тривалий час вважалося, що нюх є прерогативою винятково ссавців. Недавні дослідження довели, що птахи використовують нюх у пошуках та розрізненні корму, для вибору зручних для насиджування місць та під час навігації. Серед птахів,

що мають розвинені відчуття запахів, можна відзначити голубів, деяких морських птахів, шпаків, курчат. Цікавим можна вважати метод виявлення нюху у птахів. Промислові компанії з транспортування газу з метою знаходження дефектів у стінках труб накачували в останні такий одорант як кадаверин (трупна отрута); в тому місці, де труба мала отвір, збиралася велика кількість грифів.

12.2. Нюховий аналізатор

Нюховий аналізатор вищих тварин і людини – спеціалізована сис-тема, що забезпечує сприйняття різних пахучих речовин, аналіз та обробку збуджень, що виникають від периферії до центральної нервової системи. Складається нюховий аналізатор з нюхових рецепторних клітин (нейронів), які розміщені в слизовому шарі товщиною близько 60 мкм (рис. 12.2).

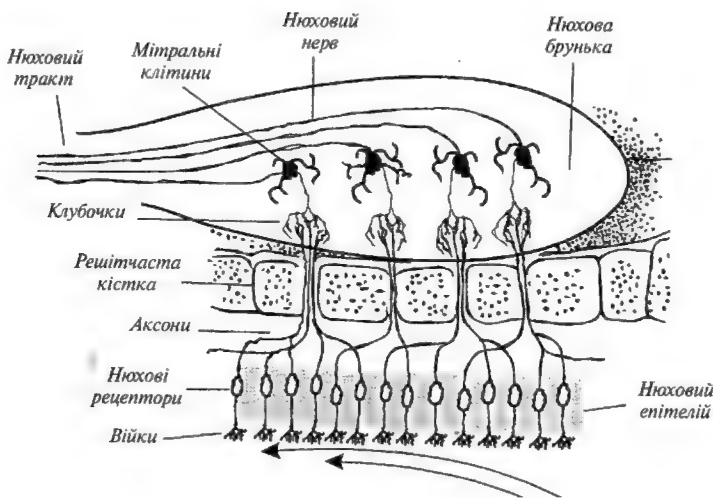


Рис. 12.2. **Нюховий аналізатор**

Рецепторний шар має нюхові та опорні клітини. З одного боку рецепторний нейрон закінчується війками, що мають контакт із зовнішнім повітрям через слизовий шар; з іншого – відростками (аксонами). Джгути з 10–100 аксонів проходять через отвори в решітчастій кістці і утворюють клубочки, які в свою чергу з'єднуються з двостулковими клітинами і через них – з мозком. Наприклад, у кроля 26000 нейронів поєднуються з 200 клубочками з

тим, щоб утворити одну клітину. Така структура нюхового рецептора підвищує його чутливість. Під час вдихання через нюхову щілину носа протікає близько 5–10% загальної кількості повітря. Пахучі речовини у пароподібному стані діють на нюхові рецептори, завдяки чому останні збуджуються. Для того, щоб тварина відчула запах, достатньо збудження лише 40 рецепторних клітин, причому на кожну з них повинна діяти одна молекула пахучої речовини. Унікальною властивістю нюхових рецепторів є їх постійна замінюваність (протягом близько 60 днів).

12.3. Механізми нюху

Механізми нюху пов'язані з потраплянням молекул летких органічних сполук у нюховий аналізатор та зв'язуванням їх з рецепторними білками, які спроможні внаслідок цього змінювати мембранний потенціал; електричні сигнали передаються від рецепторних клітин через аксони (довгі відростки клітин нервової системи) до гіпоталамуса – відділу мозку, що являє собою скупчення нервових клітин; саме в ньому утворюється відчуття запаху, його класифікація та ідентифікація.

Деякі тварини (наприклад, кішки) мають специфічний *орган Джакобсона*, призначений для детектування феромонів та низьких концентрацій хімічних сполук природного походження.

Використовують тварини цей орган для спілкування між представниками того ж самого виду. Коли кішка відкриває верхню губу для того, щоб направити феромони на цей орган, здається, що вона посміхається (реакція Феймана).

12.4. Методи аналізу запахів

Ольфактометрія – це метод вимірювання гостроти нюху. Він застосовується для визначення порогу нюху, рівня нюхової адаптації та відновлення нюхової функції (*кількісна ольфактометрія*), а також для визначення здатності людини сприймати і розрізняти запахи (*якісна ольфактометрія*). Для практичної реалізації ольфактометрії використовують *дегустаторів запахів* – людей, які відзначаються підвищеною чутливістю до запахів (число таких серед звичайного населення становить близько 10%). Дегустатори тренуються визначати певні запахи; в кожній оцінці запаху беруть участь від 6 до 12 експертів, після чого результати оцінки усереднюються. Під час процедури визначаються пороговий рівень, інтенсивність, стійкість, гедонічний тон та

характерні ознаки запаху. Пороговий рівень запаху визначається поступовим збільшенням концентрації пахучої речовини, доки дегустатор не зреагує на неї. Інтенсивність запаху вимірюється порівнянням запаху, що оцінюється, з опорним запахом (звичайно, *n*-бутанола), зразки якого місять різні концентрації газу. Для оцінки інтенсивності запаху використовується 5-бальна система: від 0 (відсутність запаху) до 5 (дуже сильний запах). Стійкість запаху відповідає кореляції інтенсивності запаху з концентрацією пахучої речовини. Гедонічний тон вказує як людина сприймає той чи інший запах з точки зору відчуття приємних вражень. Характерні ознаки визначаються порівнянням запаху, що оцінюється, з добре відомими запахами.

Автоматизовані системи типу "електронний ніс" позбавлені суб'єктивних підходів до оцінки запахів. Такі системи складаються з набору хімічних сенсорів, в основі яких лежить полімерна плівка. Коли газ, що оцінюється, проходить через плівку, він викликає згинання плівки; ці механічні згинання перетворюються в електричні сигнали, пропорційні рівню деформації плівки і, отже, концентрації газу. Оскільки різні хімічні сполуки викликають різні рівні згинання плівки, відбувається реакція такого сенсора на кожну сполуку. Автоматизована система такого типу містить набір (20–50) сенсорів, які надають специфічну картину сенсорних відгуків усіх сенсорів, характерну для певного запаху.

До сучасних методів кількісної та якісної оцінки запахів слід також віднести комбінований метод газової хроматографії та мас-спектрометрії.

Метод хроматографії передбачає розділення, знаходження і визначення речовин завдяки неоднаковості їх поведінки в системі із двох фаз, які не змішуються – рухомій і нерухомій. Рухомою фазою у разі використання методу газової хроматографії є газ (суміш газів), нерухомою – тверда речовина або рідина. Під час руху рухомої фази вздовж нерухомої кожна компонента суміші осідає на нерухомій фазі (сорбенті) відповідно до матеріалу сорбенту і вповільнює свій рух. Через те, що різні компоненти мають різну спорідненість, відбувається просторовий поділ цих компонентів.

Мас-спектрометричний метод грунтується на утворенні іонних пучків у вакуумі з їх подальшим поділом за масою в електричному та магнітному полях. Застосування комбінованої техніки газової хроматографії та мас-спектрометрії дає можливість оцінити 70–100 летких компонентів, що є в повітрі тваринницьких приміщень,

створюючи серйозну проблему для працівників та мешканців довкілля, які скаржаться на подразнення слизової оболонки очей, носа, горла, головний біль, нудоту, пронос, кашель, хрипоту, порушення дихання, сонливість тощо.

Сучасна інструментальна техніка дозволяє кількісно оцінити аромат та букет пахощів у сільськогосподарських та харчових продуктах, наявність небажаних запахів, присутність фальсифікаторів та забруднювачів.

12.5. Смак

Смак – це відчуття, що виникає під час дії хімічних речовин на рецептори язика і порожнини рота. Внаслідок розжовування їжі звіль-нюються різноманітні за величиною, формою та складністю молекули, що діють на молекули мембрани смакових рецепторів. У комах хеморецептори, що відповідають за смак і нюх, знаходяться на ротових органах, а також на лапках або антенах. У риб і амфібій хеморецептори розташовані на поверхні тіла. У вищих тварин і людини функ-ції хеморецепції звужуються до сприйняття запаху та смаку розчинених речовин.

Людина спроможна розрізняти чотири основні типи смаку – *солодкий* (багато органічних сполук, зокрема цукри, сахарин), *солоний* (багато неорганічних сполук, зокрема хлорид натрію, йодид калію), *кислий* (кислоти, іони водню, зокрема оцет, лимонна кислота) та *гіркий* (багато алкалоїдів, зокрема кофеїн, нікотин, хінін, стрихнін). Сільськогосподарські тварини відрізняють ці чотири типи смаку, але можуть надавати перевагу певному смаковому відчуванню: свині – солодкому, велика рогата худоба і коні – солоному. Смакова чутливість залежить від типу смаку – людина спроможна реагувати на 10^{15} молекул стрихніну на язику або на 10^{20} молекул цукру.

12.6. Смаковий аналізатор

Смаковий аналізатор – морфофізіологічна система, яка забезпечує сприйняття і аналіз хімічних речовин, що перебувають у порожнині рота. Основою смакового аналізатора є *смакові сосочки* – структури язика, що містять смакові рецептори. Сосочки можуть мати грибоподібну (на кінці язика), листоподібну (на бокових поверхнях язика) та жолобчасту (на межі задньої та двох передніх третин язика) форми. Кожний сосочок у свою чергу містить *смакові цибулини*, які складаються з епітеліальних смакових клітин,

пов'язаних з кінцевими розгалуженнями смакових нервових клітин (рис. 12.3).

Кількість цибулин може досягати 10000. На поверхні сосочка язика знаходиться *смакова пора*, через яку смакова цибулина з'єднується з порожниною рота.

Смакова цибулина побудована із саме смакових (кількість їх становить 10–20 на одну цибулину) і опорних клітин; смакова клітина має смакові волоски, які виходять через пору в рідке середовище на поверхні язика.

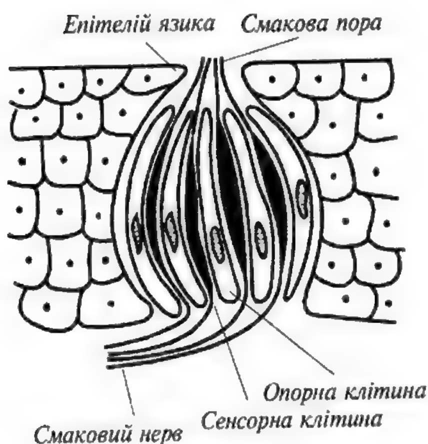


Рис.12.2. **Смакова брунька**

Можливим механізмом смакової рецепції можна вважати з'єднання смакових речовин з молекулами особливих білків рецепторних клітин, що супроводжується виникненням рецепторних потенціалів.
Рецепторна клітина вивільняє хімічний медіатор (високоактивну хімічну речовину), який збуджує закінчення смакового нерва.

12.7. Принципи фіторемедіації

Термін *фіторемедація* походить від грецького слова *фіто* – "рослина" та латинського *ремедіум* – "лік, засіб проти чогось". Процедура фіторемедіації полягає у знезаражуванні грунту, води або повітря за допомогою рослин, які здатні містити, зменшувати або обмежувати присутні у навколишньому середовищі метали, пестициди, розчинники, нафту та її похідні та різноманітні забруднюючі речовини.

Відрізняють такі процеси фіторемедіації:

• *Фітоекстрагування* – вилучення та зосередження субстанцій з навколишнього середовища у біомасі рослини.

• *Фітостабілізація* – зменшення рухомості субстанцій у навколишньому середовищі.

• *Фітоперетворення* – хімічна модифікація субстанцій навколишнього середовища внаслідок рослинного метаболізму (обміну речовин) завдяки інактиваці, деградації або іммобілізації цих субстанцій.

• *Фітостимуляція* – збільшення активності мікроорганізмів у грун-ті, що призводить до деградації забруднюючих речовин.

• *Фітоволатилізація* (від лат. *volatilis* – леткий, швидкий) – вилучення субстанцій з грунту або води з їх подальшим перетворенням у менш отруйні субстанції.

• *Ризофільтрація* – фільтрація води, що проходить через кореневу масу з вилученням токсичних субстанцій, або залишку поживних речовин; забруднювачі поглинаються корінням (рис. 12.3).

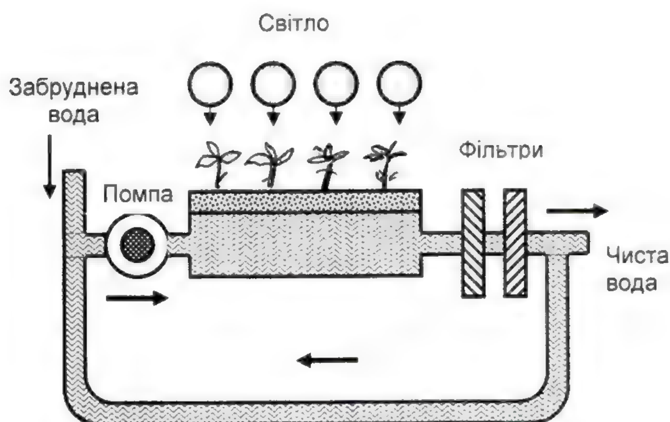


Рис. 12.3. **Схема установки для здійснення різофільтрації**

Як приклади таких рослин, що здатні здійснювати фіторемедіацію, можна навести соняшник (*Helianthus annuus*), який вилучає радіонукліди (^{137}Cs, U, ^{90}Sr) або цукровий буряк (*Beta vulgaris*), який екстрагує хлорид натрію, що накопичується у сільськогосподарських угіддях внаслідок їх затоплення морською водою.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Як використовують тварини хімічні сигнали?
2. Як впливає вітер на поширення феромонів?
3. Дати визначення нюху.
4. Як здійснюється хімічна комунікація комах?
5. Назвати методи боротьби з комахами-шкідниками.
6. Як використовують риби нюх?
7. Чи є нюх у птахів?
8. З чого складається нюховий аналізатор вищих тварин і людини?
9. Освітити сучасні уявлення щодо механізмів нюху.
10. Назвати основні методи аналізу запахів. Порівняти ці методи.
11. Дати визначення смаку.
12. З чого складається смаковий аналізатор вищих тварин і людини?
13. У чому полягають сучасні уявлення щодо механізмів смаку?
14. Пояснити принципи фіторемедіації.

13. ТЕРМОДИНАМІКА

Термодинаміка – розділ фізики, що вивчає найбільш загальні властивості макроскопічних фізичних систем, які знаходяться у стані термодинамічної рівноваги, та процеси переходу між цими системами.

13.1. Температура

Температура – фізична величина, що характеризує стан термодинамічної рівноваги макроскопічної системи. Температура характеризує наскільки гарячим чи холодним є тіло. Кількісне вимірювання температури можливе завдяки використанню термометра та впровадженню температурних шкал.

Термометр – це прилад для кількісної оцінки температури будь-якої системи.

13.2. Одиниці температури

Зв'язок одиниць температури, що вимірюється за різними шкалами (Цельсія, Кельвіна та Фаренгейта), має вигляд:

$$\left.\begin{aligned} {}^0C &= K - 273{,}15; \\ K &= {}^0C + 273{,}15; \\ {}^0C &= 5/9({}^0F - 32); \\ {}^0F &= 9/5\,{}^0C + 32. \end{aligned}\right\} \qquad (13.1)$$

Для допитливих

Чутливість гримучої змії до швидких змін температур становить 0,002 ^{0}C.
Є відомості, що представники прокаріотів зберігають життєдіяльність за температури до 155 ^{0}C.
Серед комах та рептилій верхня температурна границя становить 50 ^{0}C.
Полярні тварини та птахи здатні витримувати низькі температури до –60 ^{0}C.

13.3. Термодинаміка рівноважних станів

13.3.1. Параметри термодинамічної системи

Термодинамічна система – сукупність макроскопічних тіл, які можуть взаємодіяти між собою та з іншими тілами (зовнішнім середовищем) шляхом обміну з ними енергією та речовиною.

Існує три типи термодинамічних систем: 1) *ізольована система*, яка не обмінюється із зовнішнім середовищем ні енергією, ні речовиною; 2) *замкнута система*, яка обмінюється із зовнішнім середовищем енергією, але в ній відсутній обмін речовиною; 3) *відкрита система*, в

якій відбувається обмін із зовнішнім середовищем енергією та речовиною.

Будь-яка термодинамічна система характеризується *термодинамічними параметрами* – тиск p, об'єм V, температура T, маса m, молярна концентрація n. Сукупність цих параметрів визначає *термодинамічний стан* системи. Зміна хоча б одного з параметрів призводить до зміни термодинамічного стану системи. Якщо параметри термодинамічної системи мають цілком певні значення і не змінюються з часом за незмінних зовнішніх умов, то така система перебуває у *рівноважному стані.* Такий стан характеризується відсутністю в системі потоків (наприклад, потоків енергії чи речовини). Перехід системи з одного стану в інший, що супроводжується зміною термодинамічних параметрів, називається *термодинамічним процесом.*

Оборотним називають процес переходу термодинамічної системи з одного стану в інший, який допускає можливість повернення системи до початкового стану через ту ж саму послідовність проміжних станів, що й у прямому процесі, але які проходять у зворотному порядку (рис. 13.1). Якщо після завершення оборотного процесу система повертається до початкового стану, в оточуючому середовищі не відбувається ніяких змін.

Необоротним називають процес, який може самовільно протікати лише в одному певному напрямку. Після здійснення прямого і зворотного процесів система повертається до початкового стану, а в навколишньому середовищі відбуваються зміни. До необоротних процесів можна віднести дифузію, теплопровідність, в'язку течію тощо, тобто процеси, за яких відбувається направлене просторове перенесення речовини, теплоти, імпульсу. Всі необоротні процеси є *нерівноважними.* Якщо в термодинамічній системі існують градієнти концентрацій, температури або швидкостей, то нерівноважні процеси будуть сприяти встановленню рівноваги.

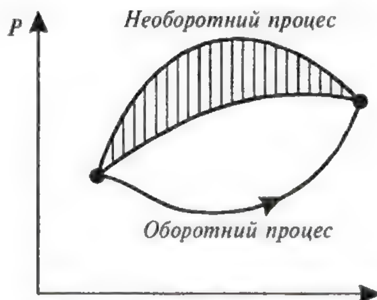


Рис. 13.1. **Графіки оборотного і необоротного процесів**

Всі реальні процеси в природі супроводжуються втратами енергії і є

необоротними.

13.3.2. Внутрішня енергія системи

Внутрішня енергія U включає енергію хаотичного (теплового) руху всіх мікрочастинок системи (молекул, атомів, іонів) та енергію взаємодії цих частинок. Внутрішня енергія характеризує стан термодинамічної системи, тобто є *функцією стану системи.*

13.3.3. Теплоємність та питома теплоємність

Якщо тіло має температуру, відмінну від температури навколишнього середовища, воно або віддає, або набуває теплової енер-гії, достатньої для досягнення теплової рівноваги або стаціонарного стану.

Теплоємність тіла C – величина, що чисельно дорівнює кількості теплоти, яку необхідно надавати даному тілу для нагрівання на 1 К:

$$C = Q/\Delta T, \qquad (13.2)$$

де Q – кількість теплоти, передана тілу для нагрівання на ΔT градусів.

Одиниця вимірювання теплоємності – $Дж \cdot К^{-1}$.

Питома теплоємність речовини c – величина, що чисельно дорівнює кількості теплоти, яку необхідно надати даній речовині масою 1 кг для нагрівання на 1 К:

$$c = \frac{Q}{m \cdot \Delta T}. \qquad (13.3)$$

Одиниця вимірювання питомої теплоємності – $Дж \cdot кг^{-1} \cdot К^{-1}$.

Зв'язок теплоємності тіла C з питомою теплоємністю речовини c виражається формулою:

$$C = c \cdot m. \qquad (13.4)$$

Кількість теплоти, необхідна для зміни температури тіла масою m на величину ΔT, визначається як:

$$Q = c \cdot m \cdot \Delta T, \qquad (13.5)$$

де c – питома теплоємність.

Значення питомої теплоємності води та деяких біологічних тканин наведено в табл.13.1.

13.1. Питома теплоємність води та біологічних тканин

Речовина або тканина	Питома теплоємність, $Дж \cdot кг^{-1} \cdot K^{-1}$
Вода	4186
Кров	3894
Молоко	3891
Мед	2229
Тканина риби	3500
Суха тканина	1674
Кісткова тканина	1256÷1675

.

13.3.4. Робота та енергія

Обмін енергією між закритою термодинамічною системою і зовнішніми тілами може здійснюватися двома різними способами: шляхом виконання роботи та завдяки теплообміну.

Енергія, що передається термодинамічній системі зовнішніми тілами, називається *роботою*, яка виконується над системою. Енергія, яка передається системі зовнішніми тілами через теплообмін, називається *теплотою,* що отримується системою від зовнішнього середовища.

Одиниця вимірювання теплоти – *Дж*.

Розглянемо циліндр, заповнений газом і обладнаний поршнем. У стані рівноваги газ утворює тиск p на поршень; під час руху на відстань dx виконується робота:

$$dA = Fdx = pSdx = pdV, \tag{13.6}$$

де S – площа поршня; F – сила, з якою газ діє на поршень.

13.3.5. Перший закон термодинаміки

Перший закон термодинаміки являє собою узагальнення закону збереження енергії і враховує можливі зміни внутрішньої енергії.

Розглянемо термодинамічну систему, яка знаходиться в процесі переходу від початкового стану до кінцевого, під час якого теплота Q поглинається (або виділяється) і робота A виконується системою (або над системою). Прикладом такої термодинамічної системи може бути газ, який переходить з початкового стану p_n, V_n до

кінцевого стану $p_к, V_к$. Доведено, що відповідно до закону збереження енергії під час будь-якого переходу системи з першого стану у другий зміна внутрішньої енергії $\Delta U = U_к - U_п$ буде незмінною та дорівнювати різниці між кількістю теплоти Q, що одержується системою, та роботою A, яка здійснюється системою проти зовнішніх сил. Отже, величина $Q - A$ визначається повністю початковим і кінцевим станами; називається ця величина *зміною внутрішньої енергії системи* ΔU:

$$\Delta U = U_к - U_п = Q - A. \tag{13.7}$$

Тут $A > 0$, якщо робота виконується системою проти зовнішніх сил і $A < 0$, якщо робота виконується над системою.

Перехід системи з одного стану в інший супроводжується зміною ΔU внутрішньої енергії. Зміну ΔU внутрішньої енергії можна оцінювати шляхом вимірювання теплоти Q, яка поглинається або виділяється системою, та виконаною роботою A. На основі останнього рівняння можна сформулювати *<u>перший закон термодинаміки</u> – теплота, що надається системі, витрачається на зміну внутрішньої енергії системи та на виконання системою роботи проти зовнішніх сил*:

$$\Delta U = Q - A. \tag{13.8}$$

Якщо система набуває нескінченно малих змін стану, перший закон термодинаміки записується так:

$$dU = dQ - dA. \tag{13.9}$$

(У літературі можна зустріти таку форму запису першого закону термодинаміки, як $dU = \delta Q - \delta A$, де символи δ означають, що теплота Q і робота A не є функціями стану і, отже, не можуть бути повними диференціалами).

Розглянемо кілька спеціальних випадків.

1. Ізольована система не взаємодіє з навколишнім середовищем; тепловий потік відсутній ($dQ = 0$), робота дорівнює нулю ($dA = 0$); отже $\Delta U = 0$, тобто внутрішня енергія ізольованої системи залишається сталою ($U = \text{const}$).

2. Циклічний процес, який починається з одного стану і закінчується тим же станом, характеризується зміною внутрішньої

енергії $\Delta U = 0$, отже $Q = A$. Отже, неможливо створити механізм, який би виконував роботу, що перевищує одержану ним енергію.

3. Відкрита система характеризується потоком речовини $dU_{реч}$, тобто $dU = dQ + dA + dU_{реч}$.

Приклад

Один грам води займає об'єм 1 см^3 за атмосферного тиску. Під час кипіння цієї кількості води з неї вийшло 1671 см^3 пари. Чому дорівнює зміна внутрішньої енергії в цьому процесі?

Розв´язання

скільки питома теплота випаровування води дорівнює $22{,}6\cdot10^5$ Дж/кг під час атмосферного тиску, теплота, необхідна для перетворення у пару 1 г води, визначиться так:

$$Q = mL_{вип} = (1\cdot10^{-3}\text{ кг})(22{,}6\cdot10^5\text{ Дж/кг}) = 2260\text{ Дж}.$$

Робота, що виконується системою, дорівнює:

$$A = p(V_п - V_в) = (1.013\cdot10^5\text{ Н}\cdot\text{м}^{-2})(1671 - 1)\cdot10^{-6}\text{ м}^3 = 169\text{ Дж}.$$

Звідси зміна внутрішньої енергії становить:

$$\Delta U = Q - A = 2260\text{ Дж} - 169\text{ Дж} = 2091\text{ Дж}.$$

13.3.6. Другий закон термодинаміки

Перший закон термодинаміки виражає загальний закон збереження і перетворення енергії, але він не здатний визначити напрямок протікання процесів.

Нагадаємо, що всі реальні процеси мають переважні напрямки.

Другий закон термодинаміки, сформульований у 1850 р. Р. Клаузіусом, відповідає на запитання, які процеси в природі можливі, а які – ні: *неможливий круговий процес, єдиним результатом якого є передача теплоти від холодного тіла до гарячого.*

Отже, тепловий потік прямує від нагрітого тіла до холодного, яке знаходиться з ним в контакті, але не навпаки.

13.3.7. Ентропія та її властивості

Ентропія (від грец. ἐντροπία – поворот, перетворення) – фізична величина, що визначає міру незворотного розсіювання енергії.

Математично ентропія визначається як функція стану системи, яка дорівнює в рівноважному процесі кількості теплоти, що надається або відводиться від системи, віднесеній до термодинамічної температури системи: $dS = \dfrac{\delta Q}{T}$, де dS – приріст

ентропії; δQ – мінімальна теплота, що надається системі; T– абсолютна температура процесу.

Цей термін було вперше запроваджено Клаузіусом у 1865 р. Вимірюється ентропія у *Дж/К*.

Зміна ентропії визначається сумарним значенням поглинутих системою приведених теплот. За нескінченно малих змін стану системи зміна ентропії dS дорівнює (під час оборотних процесів) або перевищує (під час необоротних процесів) значення поглинутої системою елементарної приведеної теплоти (*нерівність Клаузіуса*).

Отже, для оборотних процесів справедливі такі вирази:

$$dS = \frac{dQ}{T}; \oint dS = \oint \frac{dQ}{T} = 0, \qquad (13.10)$$

а для необоротних – такі:

$$dS > \frac{dQ}{T}; \oint dS = 0; \oint \frac{dQ}{T} < 0. \qquad (13.11)$$

Під час самочинних процесів ізольована система переходить у стан термодинамічної рівноваги, який характеризується максимальною ентропією.

Таким чином, *основні тенденції зміни ентропії* можна сформулювати так:

1. *В ізольованій системі, в якій проходять оборотні процеси, ентропія зберігає стале значення:*

$$dS = 0; S = \text{const}. \qquad (13.12)$$

2. *В ізольованій системі*, *в якій проходять необоротні процеси, ентропія зростає:*

$$dS > 0. \qquad (13.13)$$

3. За *термодинамічної рівноваги ентропія прямує до максимального значення:*

$$S \to S_{max}. \qquad (13.14)$$

Приклад

Знайти зміну ентропії у процесі плавлення 2 кг льоду, що має температуру 0 ^{0}С.

Розв´язання

Зміна ентропії визначається виразом:

$$\Delta S = S_2 - S_1 = \int_1^2 \frac{dQ}{T},$$

де S_1 і S_2 – значення ентропії в початковому і кінцевому станах.
Плавлення льоду масою m за температури T супроводжується зміною ентропії:

$$\Delta S = \int_1^2 \frac{dQ}{T} = \frac{m\lambda}{T},$$

де λ – питома теплота плавлення (3,35·10^5 Дж·кг$^{-1}$).
Звідси:

$$\Delta S = \frac{2кг \cdot 3{,}35 \cdot 10^5\, Дж \cdot кг^{-1}}{273К} = 2454\, Дж \cdot К^{-1}.$$

Приклад

Визначити зміну ентропії при нагріванні та плавленні 0,1 кг олова, якщо початкова температура олова становить 20 ^{0}С, питома теплоємність 230 Дж·кг$^{-1}$Т$^{-1}$, питома теплота плавлення 60,2 кДж·кг$^{-1}$, а температура плавлення 231,9 ^{0}С.

Розв´язання

міна ентропії під час ізобарного нагрівання від температури T_1 до температури T_2 визначається за виразом:

$$\Delta S = cm \int_{T_1}^{T_2} \frac{dT}{T} = cm \ln \frac{T_2}{T_1},$$

де $dQ = cmdT$; c – питома теплоємність за сталого тиску.
Зміна ентропії під час плавлення маси m кристалічної речовини дорівнює:

$$\Delta S = \frac{m\lambda}{T_{пл}},$$

де $Q = m\lambda$ – теплота плавлення; λ – питома теплота плавлення; $T_{пл}$ – температура плавлення.
Отже, зміна ентропії під час нагрівання та плавлення олова визначається так:

$$\Delta S = cmln\frac{T_{пл}}{T_n} + \frac{m\lambda}{T_{пл}},$$

де T_n – початкова температура речовини.
Підставляємо числові дані в останнє рівняння:

ΔS = 230 Дж·кг$^{-1}$Т$^{-1}$·0,1 кг □ ln(505,05 / 293,15) + (0,1кг □ 60,210^3 Дж·кг$^{-1}$)/(505,05 К) =

= 24,37 Дж·кг$^{-1}$.

Контрольне завдання

Визначити зміну ентропії під час плавлення 0,3 кг свинцю, якщо питома теплота плавлення 24,7 кДж·кг$^{-1}$, а температура плавлення 327,4 ^{0}С.

Відповідь: ΔS = 12,34 Дж·кг$^{-1}$.

8.3.12. Ентропія та невпорядкованість

У природі відбувається багато подій та ситуацій, які характеризуються невпорядкованістю. Для характеристики можливості появи деякої події у конкретних умовах вводиться поняття ймовірності W, що визначає кількість способів, якими може бути реалізований даний стан макроскопічної системи або кількість мікростанів. Ентропія S системи і термодинамічна ймовірність пов'язані між собою *формулою Больцмана*:

$$S = k\ln W, \qquad (13.15)$$

де k – стала Больцмана.

Отже ентропію можна розглядати як міру ймовірності стану термодинамічної системи, а саме: *ентропія є мірою невпорядкованості системи.* Чим більша кількість мікростанів, що реалізують даний макростан, тим більша ентропія. В ізольованій системі, в якій проходять необоротні процеси, ентропія зростає (dS>0); перехід ізольованої системи до стану рівноваги характеризується максимальною ентропією і цей стан є найбільш ймовірним.

Розглянемо такий приклад: нехай у сумці знаходяться 100 кульок, з яких 50 – чорного кольору, а 50 – білого. Вам пропонується витягнути одну кульку, записати її колір і повернути її в сумку. В результаті витягання можливі такі комбінації та послідовності кольорів кульок:

Можливі комбінації кольорів	Можливі послідовності кольорів	Кількість комбінацій
Всі чорні	ЧЧЧЧ	1
Одна біла, три чорні	ЧЧЧБ; ЧЧБЧ; ЧБЧЧ; БЧЧЧ	4
Дві білі, дві чорні	ЧЧББ; ЧБЧБ; БЧЧБ; ЧББЧ; БЧБЧ; ББЧЧ	6
Три білих, одна чорна	БББЧ; ББЧБ; БЧББ; ЧБББ	4
Всі білі	ББББ	1

Отже, найбільш ймовірною є ситуація, що відповідає витягуванню двох чорних та двох білих кульок; вона описує невпорядкований стан системи з максимальною ентропією. Меншою ймовірністю характеризується ситуація з витягуванням чотирьох чорних або

чотирьох білих кульок; цей стан є впорядкований і він має мінімальну ентропію.

Таким чином, ентропія характеризує перехід системи з впорядкованого до невпорядкованого стану.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Пояснити принципи утворення температурних шкал.
2. Охарактеризувати типи термодинамічних систем. Які ознаки ізольованої, замкнутої та відкритої термодинамічних систем?
3. Що таке термодинамічні параметри? термодинамічний процес?
4. Дати визначення внутрішньої енергії.
5. Що називають теплоємністю тіла? питомою теплоємністю речовини?
6. Дати визначення роботи; теплоти.
7. Сформулювати перший закон термодинаміки.
8. Охарактеризувати шляхи теплообміну між термодинамічною системою і зовнішніми тілами.
9. З чого складається тепловий двигун? Від чого залежить коефіцієнт корисної дії теплового двигуна?
10. Сформулювати другий закон термодинаміки.
11. Які процеси називають оборотними? необоротними?
12. Дати визначення ентропії.
13. Охарактеризувати основні тенденції зміни ентропії.

13.4. Термодинаміка необоротних процесів

13.4.1. Стаціонарний стан

У попередніх розділах було розглянуто застосування законів класичної термодинаміки стосовно замкнутих та ізольованих систем. Основним критерієм направлення довільних змін в ізольованій системі є збільшення ентропії, а кінцевим результатом – досягнення стану рівноваги.

Біологічні системи є відкритими термодинамічними системами, оскільки вони обмінюються з навколишнім середовищем енергією і речовиною. Так, рослини поглинають фотосинтетично активне випромінювання, віддають енергію навколишньому середовищу у вигляді тепла, одержують із грунту поживні речовини, беруть участь у газообміні. Такий безперервний обмін супроводжується зміною нерівноважних станів; життєдіяльність організму, таким чином, являє собою сукупність різних нерівноважних процесів. Результатом такого обміну організму з навколишнім середовищем є досягнення *стаціонарного стану*, в якому, незважаючи на відсутність термодинамічної рівноваги, зберігаються незмінними протягом тривалого проміжку часу деякі фізичні і хімічні властивості термодинамічної системи. Моделі стаціонарного та нерівноважного станів наведено на рис. 13.2 *а,б*. Тут є вхідний потік, вихідний потік, але рівень води в резервуарі залишається сталим.

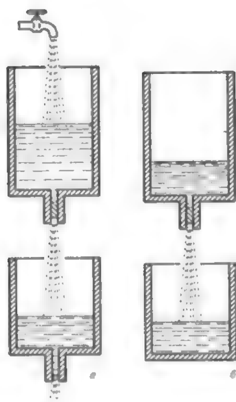


Рис. 13.2. **Моделі стаціонарного** (*а*) **та нерівноважного** (*б*) **станів**

13.4.2. Зміна ентропії у відкритих системах

Зміна ентропії у відкритій системі може відбуватися за рахунок або взаємодії системи з оточуючим середовищем (d_eS), або зміни ентропії у самій системі (d_iS):

$$dS = d_eS + d_iS. \qquad (13.16)$$

Якщо в системі відбуваються оборотні процеси, зміна ентропії дорівнює нулю ($d_iS = 0$). Реальні системи характеризуються протіканням необоротних процесів, внаслідок яких відбувається позитивна зміна ентропії ($d_iS > 0$). Процеси зміни ентропії завдяки взаємодії з оточуючим середовищем можуть бути пов'язані з припливом ентропії в систему ($d_eS > 0$) або відтоком з останньої ($d_eS < 0$).

Стаціонарним станом з точки зору зміни ентропії називається такий стан системи, при якому ентропія S всієї відкритої системи зберігається, тобто повна зміна ентропії дорівнює нулю ($dS = 0$).

З рівняння (15.53) виходить, що $d_eS + d_iS = 0$, або $d_eS = -d_iS$. Оскільки $d_iS > 0$, зміна ентропії d_eS за рахунок взаємодії з оточенням має бути від'ємною ($d_eS < 0$) і дорівнювати по модулю d_iS. Ця умова виконується, якщо ентропія, що виробляється всередині системи, повністю розсіюється в довкілля. Можна, таким чином, стверджувати, що відкриті системи в стаціонарному стані живляться *негентропією* (від'ємною ентропією).

13.4.3. Швидкість продукції ентропії

Одним з найважливіших понять термодинаміки необоротних процесів є зміна ентропії у часі. Диференціювання останнього рівняння призводить до такого виразу:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_eS}{dt} + \frac{d_iS}{dt} \ . \qquad (13.17)$$

Тут $\frac{dS}{dt}$ називають *швидкістю продукції ентропії.*

В стаціонарному стані баланс ентропії визначається за виразом:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_eS}{dt} + \frac{d_iS}{dt} = 0, \qquad (13.18)$$

що свідчить про те, що ентропія не змінюється.

Таким чином, швидкість продукції ентропії $\frac{dS}{dt}$ дорівнює сумі швидкості обміну ентропією між системою і оточуючим середовищем $\frac{d_eS}{dt}$ та швидкості продукції ентропії $\frac{d_iS}{dt}$ всередині системи .

Позитивна величина $\frac{d_eS}{dt} > 0$ пов'язана із збільшенням ентропії системи внаслідок обміну речовиною і енергією з зовнішнім середовищем. Від'ємна величина $\frac{d_eS}{dt} < 0$ відповідає тому, що відтік позитивної ентропії від системи у зовнішнє середовище перевищує

набування позитивної ентропії ззовні. В реальній ситуації розвиток живих організмів супроводжується зменшенням загальної величини їх ентропії, але слід враховувати, що в інших ділянках зовнішнього середовища відбуваються процеси, що характеризуються утворенням позитивної ентропії.

Хоча відкрита система в цілому нерівноважна, кожна з підсистем, що утворюється в елементарному об'ємі, знаходиться у стані рівноваги (*принцип локальної рівноваги*). В зв'язку з цим вводиться нове поняття – *локальна швидкість продукції ентропії* σ в елементарному об'ємі dV.

13.4.4. Дисипативна функція

Реальні біологічні системи не знаходяться в стані рівноваги, оскільки в них протікають процеси, що супроводжуються *дисипацією* енергії - переходом частини енергії упорядкованого процесу в енергію неупорядкованого процесу, наприклад, в теплоту або випромінювання.

Універсальною характеристикою будь-якого процесу є *дисипативна функція* $T\frac{dS}{dt}$, яка являє собою добуток двох величин - узагальненої сили X (причина) на узагальнений потік I (швидкість процесу):

$$T\frac{dS}{dt} = \sum_i X_i I_i\,, \qquad (13.19)$$

якщо у відкритій системі проходить i процесів. Добуток $\sum_i X_i I_i$ називають *потужністю процесу*. В конкретному випадку хімічних реакції узагальненою силою є хімічна спорідненість A, а узагальненим потоком - швидкість реакції v:

$$T\frac{dS}{dt} = Av\,. \qquad (13.20)$$

13.4.5. Основні положення лінійної нерівноважної термодинаміки

Як було згадано у попередніх розділах, будь-який необоротний процес можна охарактеризувати узагальненою силою X (причина) і узагальненим потоком I (швидкість процесу).

Лінійний закон являє собою узагальнення відомих емпіричних фактів, які встановлюють лінійні співвідношення між потоком і силою:

$$I = \sum_i L_i X_i , \qquad (13.21)$$

де I – потік; L_i – кінетичний коефіцієнт; X_i – сила.

Так, у випадку дифузії $I_c = \frac{dm}{dt}$,$L_c = –DS$, $X_c = \frac{dc}{dx}$, де $\frac{dm}{dt}$ – потік речовини, D – коефіцієнт дифузії, S – площа переносу речовини, $\frac{dc}{dx}$ – градієнт концентрації; в процесі теплопровідності $I_T = \frac{dQ}{dt}$, $L_T = –kS$, $X_T = \frac{dT}{dS}$, де $\frac{dQ}{dt}$ – потік тепла, k – коефіцієнт теплопровідності, S – площа переносу тепла, $\frac{dT}{dS}$ – градієнт температури.

Загальний випадок зв'язку потоку $I_к$ з n потоками описується рівнянням:

$$I_k = \sum_n L_{kn} X_n \ . \qquad (13.22)$$

Тобто, кожний потік являє собою лінійну комбінацію термодинамічних сил.

13.4.6. Принцип симетрії кінетичних коефіцієнтів

Складна біологічна система характеризується одночасним протіканням декількох процесів, які можуть бути взаємозв'язаними. Наприклад, у водному розчині сахарози, який знаходиться в двох відсіках, розділених мембраною, установлюються два потоки - розчиненої речовини I_p і води $I_в$.

Розглянемо два взаємозв'язаних потоки I_k і I_n. Якщо б потік I_k не був спряжений з потоком I_n, він би залежав тільки від узагальненої сили X_k:

$$I_{kk} = L_{kk} X_k . \qquad (13.23)$$

Але оскільки цей потік спряжений з потоком I_n, він залежить й від сили X_n ; цей зв'язок установлює *лінійний коефіцієнт взаємозв'язку* L_{kn}.

Для двох спряжених потоків маємо:

$$I_k = L_{kk}X_k + L_{kn}X_n; \qquad (13.24)$$
$$I_n = L_{nk}X_k + L_{nn}X_n. \qquad (13.25)$$

Отже, наведемо формулювання *принципу симетрії кінетичних коефіцієнтів* - *теореми Онзагера: при повному виборі термодинамічних сил і потоків матриця кінетичних коефіцієнтів є симетричною, тобто*

$$L_{kn} = L_{nk}. \qquad (13.26)$$

13.4.7. Теорема Пригожина

Відкрита система може перебувати в стаціонарному, хоча і нерівноважному стані. У стаціонарному стані існують градієнти між окремими частинами системи, але вони зберігають постійні значення. У цьому стані продукція ентропії усередині системи в точності компенсується відтоком ентропії в навколишнє середовище $\frac{d_iS}{dt} = -\frac{d_eS}{dt}$, так що сумарна ентропія системи не змінюється, а пов на зміна ентропії дорівнює нулю, тобто $\frac{dS}{dt} = 0$.

У стаціонарному стані, близькому до рівноваги, ентропія S всієї відкритої системи зберігається, а продукція ентропії всередині термодинамічної системи при незмінних зовнішніх параметрах є мінімальною і постійною (Рис. 13.3).

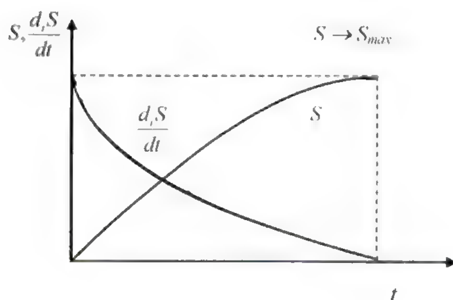


Рис.13.3. **По мірі наближення системи до стаціонарного стану продукція ентропії спадає та прагне до мінімуму.**

Принцип мінімуму продукції ентропії у стаціонарному стані відкритої системи є найважливішим результатом лінійної нерівноважної термодинаміки, оскільки пропонує кількісний критерій установлення стаціонарного стану. Цей принцип сформульований як <u>*теорема Пригожина*</u> – *у стаціонарному стані, близькому до термодинамічної рівноваги, значення швидкості продукції ентропії системи за рахунок необоротних процесів досягає відмінного від нуля постійного мінімального значення:*

$$\frac{d_i S}{dt} \to min \qquad (13.27)$$

ПРИКЛАДИ ТА КОНТРОЛЬНІ ЗАВДАННЯ

Приклад

Теплопродукція живого організму складає 6670 кДж, в той час як втрата тепла за добу на випаровування дорівнює 2000 кДж. Температура організму 37 ^{0}C. Визначити загальну зміну ентропії в системі.

Розв'язання

Зміна ентропії відкритої системи відбувається за рахунок обміну системи з навколишнім середовищем (d_eS) та за рахунок внутрішніх необоротних змін в самій системі викликаних, наприклад, хімічними реакціями (d_iS):

$$dS = d_eS + d_iS = dQ_e/T + dQ_i/T\ .$$

Підставляємо числові дані в останнє рівняння:

$$dS = \frac{2000кДж}{310K} + \frac{6670кДж}{310K} = \frac{2\cdot10^6 + 6.67\cdot10^6}{310} = \frac{8{,}67\cdot10^6}{310} = 2{,}8\cdot10^4\ \frac{Дж}{K}$$

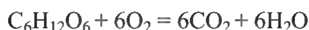
Контрольне завдання

Визначити кількість теплоти, якою обмінюється з навколишнім середовищем відкрита система, якщо в самій системі виділяється теплота 3000 кДж, а загальна зміна ентропії складає $1{,}8\cdot10^4$ кДж/моль. Температура системи 300 K.

Відповідь: 2400 кДж.

Приклад

У системі відбувається реакція окислення глюкози:



$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O$$

зі швидкістю 0,5 моль·с$^{-1}$. Визначити дисипативну функцію для такої системи, якщо зміна стандартної вільної енергії ΔG_o дорівнює −2870 кДж·моль$^{-1}$.

Розв'язання

Дисипативну функцію можна визначити за формулою:

$$T\frac{dS}{dt} = A \cdot V,$$

де A - хімічна спорідненість реакцій, V - швидкість процесу.

Оскільки в реакції бере участь один компонент, можна записати:

$$A = -G_0.$$

Звідси

$$T\frac{dS}{dt} = -\Delta G_o \cdot V$$

.

Підставляємо числові значення:

$$T\frac{dS}{dt} = -(-2870 \text{ Дж}\cdot\text{моль}^{-1}) \cdot 0{,}5 \text{ моль}\cdot\text{с}^{-1} = 1435 \text{ кДж}\cdot\text{с}^{-1}.$$

Контрольне завдання

З якою швидкістю накоричується ентропія в системі, якщо хімічна спорідненість реакції дорівнює 1660 кДж·моль$^{-1}$, а швидкістьреакції при температурі 27 ^{0}С становить

$5 \cdot 10^{-3}$ моль·с$^{-1}$?

Відповідь: $27{,}7 \cdot 10^{-3}$ Дж·К$^{-1}$·с$^{-1}$.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. До якого типу термодинамічних систем відносяться живі організми?
2. Що таке стаціонарний стан?
3. Порівняти рівноважний і стаціонарний стани.
4. За рахунок яких процесів відбувається зміна ентропії в живих системах?
5. Що називають швидкістю продукції ентропії?
6. Що таке дисипативна функція?
7. Сформулювати теорему Пригожина.

14. ТЕРМОРЕГУЛЯЦІЯ

Терморегуляція – це процес рефлекторної зміни теплопродукції і тепловіддачі організму, спрямований на підтримання постійності оптимального за даних умов рівня його теплового балансу із середовищем, що забезпечує відносну сталість температури тіла.

Теплообмін – це є обмін тепловою енергією між організмом та оточуючим середовищем, який відбувається за рахунок *обміну речовин* та *процесів тепловіддачі*, що складаються з процесів теплового випромінювання, випаровування, конвекції і теплопровідності.

14.1. Обмін речовин у тварин

Принциповою відміною енергетичного балансу тварини є *метаболізм (обмін речовин)* – сукупність хімічних процесів, що відбуваються в організмі тварини, завдяки яким підтримується життєдіяльність та структура живого організму, його ріст, репродукція та реакція на навколишнє середовище.

Американський фізіолог Макс Клейбер (1932) описав залежність інтенсивності метаболізму $P_{мет}$ (ккал/добу) від маси тварин (кг), яка описуються алометричним співвідношенням:

$$P_{мет} = aM^b, \qquad (14.1)$$

де a і b – сталі величини.

Для ссавців массою від 0,15 кг до 679 кг інтенсивність метаболізму становить:

$P_{мет} = 70M_T^{0,75}$ (70 ккал/добу на кг^{0,75} або 3,4 Вт на кг^{0,75})[2].

Для всіх птахів масою від 2 г (колібрі) до 100 кг (страус)
$P_{мет} = 86,4M_T^{0,668}$ (86,4 ккал/добу на ^{0,668} або 4,2 Вт на кг^{0,668}).

Для рептилій (ящірок масою тіла від 2 до 4,4 г кг)
$P_{мет} = 6,84M_T^{0,62}$(6,84 ккал/добу на кг^{0,62} або 0,33 Вт на кг^{0,62}).

---

[2] Тут поряд з калорією на добу, позасистемною одиницею вимірювання потужності, використовується Ват як одиниця вимірювання потужності у СІ.

Для амфібій
$P_{мет} = 0{,}79M_T^{0,66}$ (0,79 ккал/добу на кг^{0,66} або 0,04 Вт на кг^{0,66}).

Для риб таку залежність визначити не вдалося, оскільки їх обмін речовин визначається сумісним впливом фізичних (температури води, освітленості), хімічних (концентрації кисню і вуглекислого газу, pH, жорсткістю води) факторів та фізіологічним станом риби.

Інтенсивність метаболізму тварин залежить від розмірів поверхні тварини (нагадаємо, що площа поверхні S (м^2) тварини пов'язана з масою M (кг) співвідношенням

$$S = 0{,}1\, M^{\,2,3} \tag{14.2}$$

Крім того, на інтенсивність метаболізму впливає рухливість та спосіб пересування тварини у просторі (біг, плавання, політ.

Середнє значення інтенсивності метаболізму на одиницю площі поверхні тіла ссавців становить $P_{мет}/S = 50$ Вт/м^2 [Monteith and Unsworth, 1990].

14.2. Теплопровідність

Теплопровідність – перенесення теплоти від більш нагрітих тіл до менш нагрітих, що сприяє вирівнюванню температури. Цей процес описується *законом Фур'є*:

$$\frac{dQ}{Sdt} = -k\frac{dT}{dS}, \tag{14.3}$$

де Q – кількість теплоти, що переноситься завдяки теплопровідності за час dt; k – коефіцієнт теплопровідності; S – площа, через яку переноситься тепло; $\frac{dT}{dS}$ – градієнт температури.

Під час теплопровідності компоненти лінійного закону термодинаміки необоротних процесів мають вигляд: $J_q = \frac{dQ}{Sdt}$ –

густина потоку теплоти; $L_q = -k$; $F_q = = \frac{dT}{dS}$. Звідси можна одержати вираз:

$$J_q = L_q \cdot F_q . \quad (14.4)$$

Одиниці вимірювання густини потоку теплоти – *Дж/м²·с* = *Вт/м²*; коефіцієнта теплопровідності – *Вт/м·К*; градієнта температури – *град/м.*

Типові значення коефіцієнта теплопровідності деяких речовин наведено в табл. 14.1.

14.1. Значення коефіцієнта теплопровідності деяких речовин

Речовина	Коефіцієнт теплопровідності, Вт/м·К	Температура, °С
Повітря (сухе)	0,0237	–10
«	0,0243	0
«	0,0250	10
«	0,0257	20
«	0,0264	30
«	0,0270	40
«	0,0277	50
Вода	0,565	0
«	0,599	20
«	0,627	40
Бетон	2,43	20
Деревина	0,126	20
Пластик	0,04	20
Цегла	0,63	20
Грунт	1,5	20

14.3. Перенесення теплоти твариною через теплопровідність

Теплопровідність доцільно розглядати як шлях передачі теплоти від внутрішніх ділянок тіла тварини навколишньому середовищу та під час контакту тварини з підлогою. В першому випадку відіграють роль ізолюючі властивості шкіряного, волосяного покриву, жирового прошарку тварини, оперення птиці. Ізолюючі властивості зовнішнього покриву тварин характеризуються значеннями коефіцієнта теплопровідності, які для біологічних об’єктів подані в табл.14.2.

14.2. Значення коефіцієнта теплопровідності деяких біологічних об'єктів (при температурі 20^{0}С)

Речовина	Коефіцієнт теплопровідності, Вт/(м·К)
Жир	0,205
Шкіра	0,502
М'язи	0,4
Хутро:	
собака, вовк	0,054
білий ведмідь	0,063
лисиця, бобер	0,052
заєць	0,039
єнот	0,048
олень	0,036

Аналіз даних цієї таблиці свідчить, що найменшим коефіцієнтом теплопровідності і, відповідно, більш високими теплоізоляційними властивостями, характеризується хутро тварин. Це можна пояснити участю розміщеного між волосинами повітря, яке має невеликий коефіцієнт теплопровідності (0,0257 Вт/(м·К).

Швидкість втрат теплоти твариною залежить від матеріалу підлоги та температури оточуючого середовища (табл.14.3.).

14.3. Втрати теплоти через теплопровідність тваринами в залежності від матеріалу підлоги і температури

Температура навколишнього середовища, ^{0}С	Потік теплоти, Дж/с		
	Бетон	Дерево	Полістирол
20	2,20	1,16	0,35
30	1,28	0,70	0,12

Цікаво порівняти ситуації, які характеризують утримання сільськогосподарських тварин у приміщеннях: згідно з даними табл.14.3, бетон має близько в 20 разів більшу теплопровідність ніж дерево. Отже, тварина, яка лежить на бетонній підлозі, віддає в 20 разів більшу теплоту, ніж тоді, коли вона мешкає на дерев'яній підлозі. Якщо ж, наприклад, бетонну підлогу, на якій розташовані порося при температурі 10 ^{0}С, покрити 10-ти сантиметровим шаром соломи (нагадаємо, що теплопровідність повітря, що заповнює солому, в 95 разів менша, ніж у бетону), то це призводить до ефекту, еквівалентному підвищенню температури до 20 ^{0}С.

Приклад

Визначити кількість теплоти, що віддається за одиницю часу свинею, яка лежить на бетонній підлозі товщиною 8 см при температурі $0\ ^0C$. Площа тіла свині – 3000 см ^{2}; теплопровідність бетону –2,43 Вт/(м·К), температура тіла 38 ^0C.

Розв'язання

Підставляємо числові значення в формулу (24.1):

$$dQ = -2{,}43\frac{Вт}{м\cdot град}\cdot 3000\cdot 10^{-4} м^2 (0–38)\ К / 8\cdot 10^{-2} м =$$

$$= -2{,}43\cdot 3\cdot 10^{-1}\cdot(-38) / 8\cdot 10^{-2} = 346{,}27\ Дж/с.$$

Контрольне завдання

Цегляна стінка тваринницької ферми має розміри 4м×10м×0,15м. Визначити кількість теплоти, що пройде протягом 12 год через стінку, якщо зовнішня температура дорівнює 5 ^0C, внутрішня температура 20 ^0C. Коефіцієнт теплопровідності цегли 0,8 Вт/м·К.

Відповідь: $138{,}24\cdot 10^6$ Дж.

14.4. Перенесення теплоти рослиною через теплопровідність

Тепловий потік J_Q, що проходить через одиницю площі подвійного граничного шару листка за одиницю часу та уноситься конвекційним потоком, залежить від коефіцієнта теплопровідності $k_п$ повітря (табл. 14.4) та градієнта температури $\frac{\partial T}{\partial x}$:

$$J_Q = -2k\frac{\partial T}{\partial x} = 2k_п\frac{(T_л - T_п)}{\delta_{гр}}, \qquad (14.5)$$

де тепловий потік J_Q вимірюється у *Вт/м*^{2}. Тепловий потік вважається додатним, якщо теплота переноситься з листка у повітря, і від′ємним у протилежному разі.

14.4. Значення коефіцієнта теплопровідності повітря

Коефіцієнт теплопровідності Сухого повітря, Вт/(м·К)	Температура повітря, °С
0,0237	–10
0,0243	0
0,0250	10
0,0257	20
0,0264	30
0,0270	40
0,0277	50

Приклад. Визначити тепловий потік J_Q, обумовлений теплопровідністю, для плоского листка довжиною 10 см, якщо температура листка $T_л$ = 25 ^{0}С, температура оточуючого повітря $T_п$ = 20 ^{0}С, а товщина граничного шару дорівнює 1,4 мм.

Розв΄язання. Підставимо числові дані у рівняння (9.13):

$$J_Q = 2k_п \frac{(T_л - T_п)}{\delta_{гр}} = \frac{2 \cdot 0{,}0259\ Вт \cdot м^{-1} \cdot {}^0 C(25^0 C - 20^0 C)}{1{,}4 \cdot 10^{-3}\ м} = 190\ Вт/м^2.$$

Для рослинних об΄єктів циліндричної форми радіусом r тепловий потік J_Q, обумовлений теплопровідністю, визначається за виразом:

$$J_Q = \frac{k_п (T_ц - T_п)}{r \ln\left(\frac{r + \delta_{гр}}{r}\right)}, \qquad (14.6)$$

де $T_ц$ – температура поверхні циліндричного об΄єкта; $T_п$ – температура оточуючого повітря.

Для рослинних об΄єктів сферичної форми радіусом r тепловий потік J_Q, обумовлений теплопровідністю, визначається так:

$$J_Q = \frac{(r + \delta_{гр}) k_п (T_{сф} - T_п)}{r \delta_{гр}}, \qquad (14.7)$$

де $T_{сф}$ – температура поверхні сферичного об΄єкта.

14.5. Конвекція

Конвекція – перенесення теплоти в рідинах, газах або сипких середовищах потоками речовини. Є різні види конвекції в залежності від причин, що її породжують. *Вільна конвекція* виникає в полі сили тяжіння через неоднорідності густини, які спричинюються різницею температур. Нагріта речовина під впливом архімедової сили переміщується відносно менш нагрітої речовини у напрямку, протилежному напрямку сили тяжіння. *Вимушена конвекція*

викликається зовнішнім механічним впливом на середовище (наприклад, вітром або вентилятором).

14.6. Перенесення теплоти твариною через конвекцію

Розглянемо, як можна оцінити обмін теплотою тваринами через *конвекцію*. Кількість теплоти Q (Вт/м^2), якою обмінюється тварина з навколишнім середовищем за одиницю часу з одиниці поверхні тіла (густина потоку теплоти) завдяки конвекції, можна оцінити, припускаючи, що тіло тварини являє собою циліндр діаметром D, за допомогою виразу:

$$Q = \frac{k_n(T_s - T_a)}{R \cdot \ln\left(\frac{R+\delta}{R}\right)}, \qquad (14.8)$$

де k_n – коефіцієнт теплопровідності повітря, $R = D/2$ – радіус циліндра, δ – товщина поверхневого шару, в межах якого має місце конвекція, T_s і T_a – температура відповідно поверхні тіла тварини і навколишнього середовища.

Величина δ оцінюється для тіл циліндричної форми за допомогою виразу:

$$\delta(мм) = 5{,}8 \cdot \sqrt{\frac{D(м)}{\upsilon(м/с)}}, \qquad (14.9)$$

де υ – швидкість руху повітря вздовж поверхні тіла тварини.

Крім того, можна застосовувати для оцінки густини конвекційного потоку теплоти такий вираз:

$$C = h_c(T_s - T_a) = k_1 \upsilon^{0,5} D^{-0,5}(T_s - T_a), \qquad (14.10)$$

де $h_c = k_1\upsilon^{0,5}D^{-0,5}$ – коефіцієнт конвекції; $k_1 = 3{,}89$ Вт/м$^2\cdot$с$^{0,5}\cdot{}^0$С$^{-1}$ – коефіцієнт пропорційності (для тіл циліндричної форми); υ (м/с) – швидкість руху повітря вздовж поверхні тіла тварини (швидкість конвекційного потоку); D (м) – характеристичний розмір тварини; T_s – температура поверхні тіла тварини; T_a – температура повітря.

Приклад

Розрахувати густину потоку теплоти, яким обмінюється, завдяки конвекції, вівця з навколишнім середовищем, якщо тіло вівці можна апроксимувати циліндром діаметром 60 см. Температура поверхні тіла 38 ^{o}С, температура навколишнього середовища 20 ^{o}С, швидкість руху повітря 80 см$\cdot$с$^{-1}$.

Розв’язання

Визначимо товщину поверхневого шару, в межах якого має місце конвекція, за допомогою формули (14.9):

$$\delta = 5{,}8 \cdot \sqrt{\frac{D}{V}} = 5{,}8 \cdot \sqrt{\frac{0{,}6}{0{,}8}} = 5 \text{ мм} = 5 \cdot 10^{-3} \text{ м.}$$

Підставимо числові дані у формулу (16.7) з урахуванням того, що коефіцієнт теплопровідності повітря при температурі 20 °C рівний 0,0257 Вт/(м·К) .

$$Q = \frac{K_{пов}(T_s - T_a)}{R \cdot \ln\left(\frac{R+\delta}{R}\right)} = \frac{0{,}0257 \cdot (38-20)}{0{,}3 \cdot \ln\left(\frac{0{,}3+0{,}005}{0{,}3}\right)} = 93 \text{ Вт/м}^2.$$

Контрольне завдання

Розрахувати густину потоку теплоти, якою обмінюється завдяки конвекції з навколишнім середовищем тварина, що можна апроксимувати циліндром (Рис.14.1), діаметр якого 0,20 м, якщо температура тіла 40 ^{0}C, швидкість руху повітря дорівнює 5 м/с.

Відповідь: 446,96 Вт/м^2.

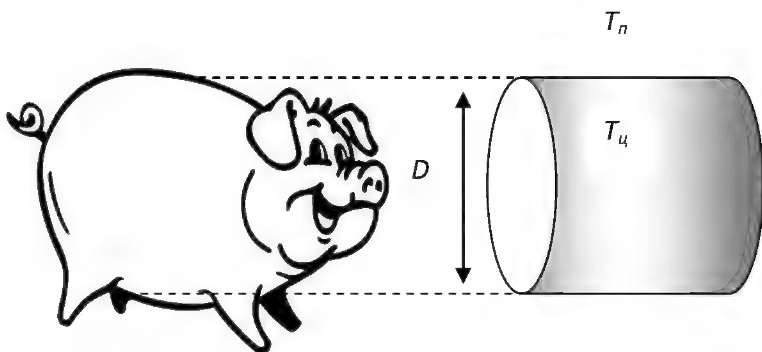


Рис. 14.1. **Тварину можна апроксимувати циліндром ціаметром *D***

14.7. Перенесення теплоти рослиною через конвекцію

Рослинному листку притаманна вимушена конвекція, яка викликається зовнішнім механічним впливом на середовище, наприклад вітром. Збільшення швидкості вітру викликає збільшення кількості

теплоти, розсіяної внаслідок вимушеної конвекції. Поблизу поверхні листка утворюється граничний шар повітря, в якому відбувається перехід від нерухомого повітря до повітряного потоку.

Тепловий потік J_Q, що проходить через одиницю площі подвійного граничного шару (наприклад, який утворюється навколо плоского листка) за одиницю часу та переноситься конвекційним потоком, залежить від коефіцієнта теплопровідності $k_п$ повітря (див. табл. 24.1) та градієнта температури $\frac{\partial T}{\partial x}$:

$$J_Q = -2\,k_п \frac{\partial T}{\partial x} = 2\,k_п \frac{(T_л - T_п)}{\delta_{гр}}, \qquad (14.11)$$

де тепловий потік J_Q вимірюється у $В/м^2$. Тепловий потік вважається додатним, якщо теплота переноситься з листка у повітря, і від´ємним – у протилежному разі.

Ефективна товщина граничного шару $\delta_{гр}$ залежить від швидкості вітру υ та розмірів листка L[Nobel, 1983]:

$$\delta_{гр}(мм) = 4{,}0\sqrt{\frac{L(м)}{\upsilon(м/с)}}. \qquad (14.12)$$

де L – середній розмір листка, який вимірюють у напрямку вітру; V – швидкість вітру. Коефіцієнт 4,0 має розмірність $м{\cdot}с^{-1/2}$.

Залежність ефективної товщини граничного шару $\delta_{гр}$ від швидкості вітру та розмірів листка проілюстрована у табл. 14.5.

14.5. Залежність ефективної товщини граничного шару $\delta_{гр}$ від швидкості вітру та розмірів листка

	υ, м/с						
L, м	**0,10**	**0,28**	**0,45**	**1,00**	**2,78**	**4,47**	**10,00**
0,002	0,57	0,34	0,27	0,179	0,107	0,085	0,057
0,01	1,26	0,76	0,60	0,4	0,24	0,189	0,126
0,05	2,8	1,69	1,33	0,89	0,54	0,42	0,28
0,25	6,3	3,8	3,0	2,0	1,20	0,95	0,63
0,50	8,9	5,3	4,2	2,8	1,70	1,34	0,89

Вираз (14.11) можна записати так:

$$J_Q = k_Q(T_л - T_п), \qquad (14.13)$$

де $k_Q = k_п/\delta$ – коефіцієнт конвекції, який вимірюється в Вт/(м^2·К).

Тепловий потік J_Q для об´єктів циліндричної форми радіусом r, обумовлений теплопровідністю, визначається за виразом:

$$J_Q = \frac{k_п(T_ц - T_п)}{r\ln\left(\dfrac{r+\delta_{гр}}{r}\right)}, \qquad (14.14)$$

де $T_ц$ – температура поверхні циліндричного об´єкта; $T_п$ – температура навколишнього повітря.

Для об'єктів циліндричної форми товщина граничного шару визначається за виразом:

$$\delta_{гр}(мм) = 5{,}8\sqrt{\frac{D(м)}{\upsilon(м/с)}}, \qquad (14.15)$$

де D – діаметр циліндра.

Приклад

Визначити тепловий потік J_Q, зумовлений теплопровідністю, для плоского листка довжиною 10 см, якщо температура листка $t_л$ = 25 ^{0}С, температура навколишнього повітря $t_п$ = 20 ^{0}С, а товщина граничного шару дорівнює 1,4 мм.

Розв´язання

Підставимо числові дані у рівняння (14.11):

$$J_Q = 2k_п\frac{(T_л - T_п)}{\delta_{гр}} = \frac{2\cdot 0{,}0259\ Вт\cdot м^{\ 1}\cdot{}^0C(25^0C-20^0C)}{1{,}4\cdot 10^{\ 3}\ м} = 185\ Вт/м^2.$$

14.8. Теплове випромінювання

Кожне тіло випромінює за будь-якої температури, крім абсолютного нуля, енергію у вигляді електромагнітних хвиль. Це електромагнітне випромінювання, що виникає за рахунок внутрішньої енергії тіла, називається *тепловим випромінюванням*.

Експериментально одержаний спектральний розподіл енергії абсолютно чорного тіла при різних температурах наведено на рис. 25.1, звідки видно, що повна енергія, яка випромінюється,

представлена площею під кривою і швидко збільшується з підвищенням температури.

Частота ν_{max}, на якій знаходиться максимум випромінювальної здатності, також збільшується з підвищенням температури.

Цей короткохвильовий зсув максимуму розподілу у разі збільшення температури сформулював як закон у 1893 р. В. Він (Рис.14.2).

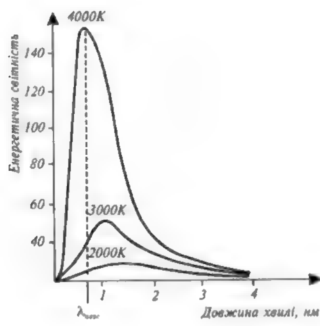


Рис. 14.2. **Залежність енергетичної світності абсолютно чорного тіла**

<u>Закон зміщення Віна</u> – довжина хвилі λ_{max}, на яку припадає максимум енергії в спектрі рівноважного випромінювання, обернено пропорційна абсолютній температурі T тіла, що випромінює:

$$\lambda_{max} = b/T, \qquad (14.16)$$

де $b = 2{,}897756 \cdot 10^{-3}$ м/К.

Приклад

Терморегуляційні процеси у бджіл проходять в інтервалі температур 0–50 ^{0}C. Визначити довжину хвилі λ_{max}, на яку припадає максимум випромінювальної здатності тіла бджоли при температурі 0 ^{0}C.

Розв'язок

Використовуючи співвідношення (15.19), знайдемо:

$$\lambda_{max} = 2{,}897756 \cdot 10^{-3} \cdot 273{,}15^{-1} = 10{,}6 \cdot 10^{-6} \text{ м} = 10{,}6 \text{ мкм}.$$

Контрольне завдання

Розрахувати λ_{max} бджоли при 50 ^{0}C.

Відповідь: $\lambda_{max} = 8{,}97$ мкм.

Приклад

Температура поверхні листка становить 280 К. На яку довжину хвилі припадає максимум випромінювання поверхні листка?

Розв'язання

Використовуючи закон Віна, одержуємо:

$\lambda_{max} = 2{,}8978 \cdot 10^{-3}/T = 2{,}8978 \cdot 10^{-3} / 280 = 10 \cdot 10^{-6}$ м = 10 мкм.

У 1900 р. М. Планк запропонував теоретичне обгрунтування спектральних закономірностей випромінювання абсолютно чорного тіла, яке було сформульоване як *закон випромінювання Планка (формула Планка):*

$$I(\lambda, T) = \frac{2\pi hc^2}{\lambda^5 (e^{hc/\lambda kT} - 1)}, \qquad (14.17)$$

де h – стала Планка (h = 6,626·10^{-34} Дж·с); λ – довжина хвилі; c – швидкість світла; T – абсолютна температура; k – стала Больцмана; e – основа натурального логарифма.

Як наслідок закону випромінювання Планка випливає *закон випромінювання Стефана–Больцмана – повна випромінювальна здатність R абсолютно чорного тіла пропорційна четвертому степеню температури:*

$$R = \sigma T^4, \qquad (14.18)$$

де R вимірюється в *Вт/м*^{2}; σ – стала Стефана–Больцмана (σ =5,67051·10^{-8} Вт·м$^{-2}$·К$^{-4}$).

Цей закон застосовується для оцінювання випромінювання та випромінювального балансу компонентів навколишнього середовища.

14.9. Перенесення теплоти твариною через випромінювання

Кожне тіло випромінює за будь-якої температури, крім абсолютного нуля, енергію у вигляді електромагнітних хвиль. Це електромагнітне випромінювання, що виникає за рахунок внутрішньої енергії тіла, називається *тепловим випромінюванням.*

Розглянемо теплообмін тварини з навколишнім середовищем. Протягом дня на тварину діє пряме (800 Вт/м^2) та розсіяне сонячне випромінювання (100–250 Вт/м^2), а також довгохвильове випромінювання земної поверхні (320–370 Вт/м^2). Випромінювання, що досягає тіла тварини, поглинається, відбивається або пропускається твариною.

Якщо випромінювання повністю поглинається, таке тіло називають *абсолютно чорним;* якщо поглинається лише частина зовнішнього випромінювання, таке тіло називають *сірим.* Реальні тіла є джерелами сірого випромінювання, однакового за складом з випромінюванням абсолютно чорного тіла, але з меншою

енергетичною яскравістю. Тварини характеризуються поглинальною і випромінювальною здатністю.

Кількість поглинутої твариною енергії визначається за законом Стефана-Больцмана:

$$Q_a = Sa\sigma T_S^4 , \qquad (14.19)$$

де S − площа поверхні тіла тварини; a − поглинальна здатність тварини; a − стала Стефана-Больцмана (σ =5,67051·10^{-8} Вт·м$^{-2}$·К$^{-4}$); T_s − температура поверхні тіла тварини.

Кількість енергії, що випромінюється твариною, визначається за виразом:

$$Q_a = S\varepsilon\sigma T_e^4 , \qquad (14.20)$$

де ε – випромінювальна здатність тіла тварини; T_e – температура сонячного випромінювання, що досягає земної поверхні.

Поглинальну та випромінювальну здатність сільськогосподарських тварин та людини наведено в табл.14.6.

14.6. Поглинальна та випромінювальна здатність сільськогосподарських тварин та людини

Об'єкт	Поглинальна здатність a	Випромінювальна здатність ε
Корова		
Біла	0,50	0,95
Бура	0,80	0,95
Чорна	0,90	0,95
Свиня		
Біла	0,50	0,95
Чорна	0,90	0,95
Вівця		
без вовни	0,60	0,95
з вовною	0,75	0,95
Людина	0,65-0,80	0,95

Таким чином, випромінювальний баланс тварини визначається за виразом:

$$R_n = Q_a - Q_e = Sa\sigma T_S^4 - S\varepsilon\sigma T_e^4 . \qquad (14.21)$$

Поглинальна здатність тварини залежить від кольору шкіряного покриву – тварини білої масті поглинають меншу кількість сонячного випромінювання, ніж тварини з чорним забарвленням.

Відбивання сонячного випромінювання від тварини відбувається в видимій та інфрачервоній областях спектра; рівень відбивання залежить від кута падіння сонячного випромінювання і забарвлення тварини. Максимум відбивання поверхні тварини припадає на 1–2 мкм.

Крім того, оптичне випромінювання, що проходить крізь шкіру тварини, зазнає розсіювання на структурних елементах тканини. Характер розподілу розсіяного випромінювання залежить від довжини хвилі оптичного випромінювання, що падає на поверхню тіла тварини, розмірів та форми біологічних структур, що беруть участь у розсіюванні.

Приклад

Теля чорної масті знаходиться у тваринницькому приміщенні з температурою 22 ^{0}C. Визначити втрати теплоти через випромінювання, якщо температура поверхні тіла теля 39,5 ^{0}C, а площа поверхні тіла дорівнює 2 м^2.

Розв'язання

Використовуючи табл.16.1, підставляємо числові дані у рівняння (16.5):

$$R_n = Q_a - Q_e = R_n = Q_a - Q_e = S\sigma(aT_s^4 - \varepsilon T_e^4) =$$

$$= 2\ \text{м}^2 \cdot 5{,}67051 \cdot 10^{-8}\ \text{Вт} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{К}^{-4} \cdot [0{,}9 \cdot (39{,}5+273{,}15)^4 - 0{,}95 \cdot (22+273{,}15)^4] = 15{,}88\ \text{Дж} \cdot \text{с}^{-1}.$$

Контрольне завдання

Визначити втрати теплоти через випромінювання коровою бурої масті, якщо температура поверхні тіла 27 ^{0}C, температура повітря –3 ^{0}C, а площа поверхні тіла дорівнює 4 м^2.

Відповідь: 325 Дж$\cdot$с$^{-1}$.

14.10. Перенесення теплоти рослиною через випромінювання

Інфрачервоне (або теплове) випромінювання утворюється будь-яким об´єктом, температура якого перевищує 0 К. Згідно із законом зміщення Віна довжина хвилі λ_{max}, на яку припадає максимум енергії в спектрі рівноважного випромінювання листка, обернено пропорційна абсолютній температурі T тіла, що випромінює. Оскільки температура довкілля становить близько 300 К, довжина хвилі λ_{max} листка наближається до 10 мкм. Понад 99 % випромінювання з боку довкілля має довжину хвилі близько 4 мкм, яке належить середній інфрачервоній області спектра. Атмосферне випромінювання, що обумовлено участю молекул води та двоокису вуглецю, займає область 5-13 мкм. Інтенсивність цього

випромінювання залежить від концентрації атмосферних газів, пилу та хмарності. Таким чином, основний вклад у постачання листку інфрачервоного випромінювання здійснюється з боку довкілля (в першу чергу, земної поверхні) та атмосфери, що описується виразом $a_{IЧ}\sigma(T_A^4 + \varepsilon_З T_З^4)$, де $a_{IЧ}$ – коефіцієнт поглинання листка в інфрачервоній області спектра, який становить 0,95-0,98; σ – стала Стефана-Больцмана; T_A – температура атмосфери; $\varepsilon_З$ – випромінювальна здатність грунту; $T_З$ – температура земної поверхні.

На рис. 14.3.наведено спектральний розподіл сонячного (прямого та дифузного) випромінювання та інфрачервоного випромінювання листка.

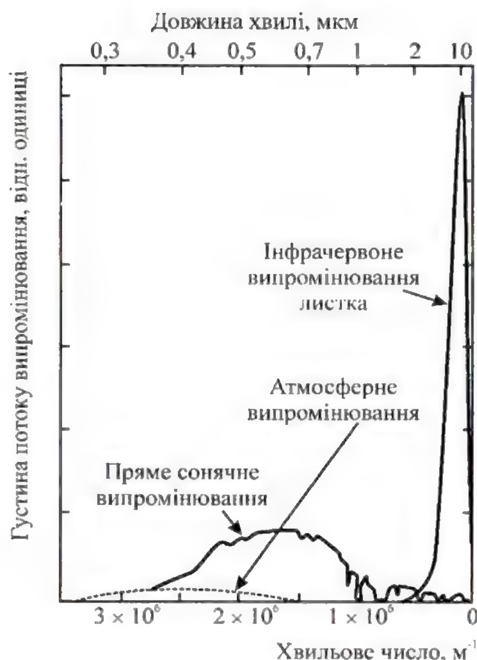


Рис.14.3. **Спектральний розподіл сонячного (прямого та дифузного) випромінювання та інфрачервоного випромінювання листка [Nobel, 2005]**

Процес інфрачервоного випромінювання листка описується виразом $2\varepsilon_Л\sigma T_Л^4$, де $\varepsilon_Л$ – випромінювальна здатність листка, яка

становить $\varepsilon_Л$ = 0,96 (хоча може зменшуватися до значень $\varepsilon_Л$ = 0,92) [Gates, 1980].

Якщо інтенсивність сонячного випромінювання дорівнює близько 840 Вт/м^2 (на рис.   ця інтенсивність відповідає площі під спектральною кривою), то інтенсивність атмосферного випромінювання становить 80 Вт/м^2, а інтенсивність інфрачервоного випромінювання листка наближається до 860 Вт/м^2 [Nobel, 2005]. Максимум інфрачервоного випромінювання листка припадає на довжину хвилі 10 мкм.

14.11. Перенесення теплоти твариною через пароутворення

Втрати теплоти через пароутворення λE визначаються процесами дихання та потовиділення (тут $\lambda = 2{,}43\cdot10^6$ Дж/кг – прихована теплота пароутворення; E – втрати вологи при диханні або потовиділенні). У процесі випаровування молекули рідини з найбільшою швидкістю і кінетичною енергією залишають поверхню тіла тварини, в результаті чого температура поверхні знижується. Цей процес відбувається тоді, коли температура повітря вища, ніж температура тіла. Типові значення втрат енергії через випаровування змінюються від 7,0 до 20,9 Вт/м^2.

Якщо потовиділення відсутнє, втрати теплоти через пароутворення залежать лише від процесів дихання та дифузії водної пари через шкіру і становлять лише 8–10 % від втрат теплоти за рахунок обміну речовин при помірних (20–30 ^{0}С) температурах. Збільшення температури навколишнього середовища призводить до монотонного зростання втрат теплоти через випаровування. При високих (43–45 ^{0}С) температурах процес випаровування може перевищувати втрати теплоти за рахунок обміну речовин.

Процес потовиділення вдвічі збільшує втрати теплоти (людина здатна виділити близько 1,5 кг вологи за годину, що еквівалентно 600 Вт/м^2). Вівці та собаки здатні компенсувати неспроможність потіти важким диханням, тоді як велика рогата худоба втрачає велику кількість теплоти саме через потовиділення. Швидкість випаровування залежить від поверхні тіла тварини. Процес виділення поту потовими залозами тварин відбувається рефлекторно. Кількість потових залоз у різних тварин становить: 25 см$^{-2}$ у свині, 250 см$^{-2}$ у вівці, 800 см$^{-2}$ у корови, 1600 см$^{-2}$ у зебу. Максимальна швидкість потовиділення протягом години змінюється від 30 г/м^2 (вівця) до 200 г/м^2 (корова). Одним з засобів, який використовують деякі тварини (корови і свині) для підвищення втрат теплоти, є прагнення

вивалятися у грязі. Потік теплоти через випаровування в цьому разі у свині може досягати 800 г/м^2 за годину.

У птахів втрати вологи через випаровування залежать від маси тіла відповідно до співвідношення:

$$E = 0{,}432M^{\,0{,}585}, \qquad (14.22)$$

де E – втрати вологи через випаровування в грамах протягом дня; M – маса птаха в грамах.

14.12. Перенесення теплоти рослиною через випаровування Механізми транспірації

Транспірація (від лат. *trans* – через, *spiro* – дихання) – це процес випаровування води з поверхні рослин, що відбувається через продихи та кутикулу. Близько 90 % води втрачається рослиною через листя.

Процес транспірації істотно залежить від анатомії листка (рис. 14.4).

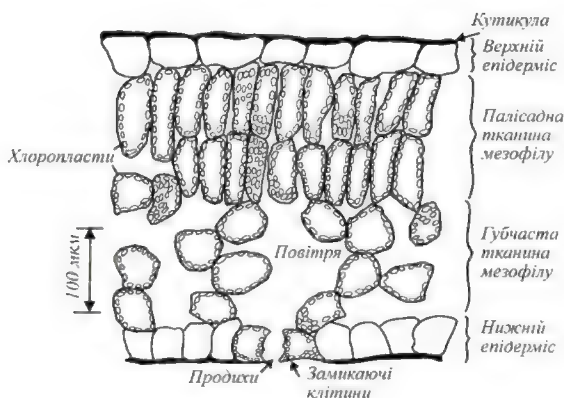


Рис. 14.4. **Схематичний поперечний переріз типового рослинного листка**

Зовнішня поверхня типового рослинного листка покрита багатошаровою восковою *кутикулою*, яка вкриває епідерміс листка. Оскільки кутикулярні воски гідрофобні, вони утворюють суттєвий

опір дифузії води та водяної пари з розташованих під кутикулою клітин. Таким чином, кутикула запобігає випаровуванню води безпосередньо з поверхні епідермальних клітин та захищає епідермальні і мезофільні клітини від висихання. Цілісність епідермісу та кутикули порушується дрібними порами, які називаються *продихами*. Кожна пора оточена парою *замикаючих клітин*, які виконують функції гідравлічних клапанів, що регулюють отвір пори. Внутрішній простір листка містить мезофільні клітини та повітряні проміжки між ними. Об'єм цих проміжків може досягати 70% від загального об"єму листка. Продихи у відкритому стані забезпечують обмін газами CO_2, O_2 та водяною парою з оточуючою атмосферою. Транспірація може бути розглянута як двоступінчастий процес, який складається з випаровування води з поверхні вологих клітин продихового простору та дифузії водяної пари з цього простору в атмосферу.

14.13. Рушійна сила транспірації

Концентрація молекул водяної пари, що визначається відношенням маси пари до її об´єму, називається *густиною пари d*. Вимірюється густина пари в $г/м^3$. У той же час, концентрація водяної пари може бути виражена як тиск, що утворюють молекули водяної пари. З урахуванням цього доцільно ввести такі поняття як *парціальний тиск водяної пари e* – це тиск, який матиме водяна пара, що знаходиться в газовій суміші, якщо б вона одна займала об'єм, що дорівнює об'єму суміші при тій же температурі.

Густина пари *d* може бути виражена через парціальний тиск *e* водяної пари (Па або мм. рт. ст.):

$$d_{sl}(T_l) = eM/RT, \qquad (14.23)$$

де *M* – молярна маса; *R* = 8,3143 Дж/моль·К – газова стала; *T* – абсолютна температура.

Водяна пара дифундує у напрямку від області високого тиску до області низького тиску. В структурі листка внутрішні повітряні проміжки насичені або майже насичені водяною парою через те, що мезофільні клітини характеризуються великою площею, з якої відбувається випаровування води. В той же час, зовнішня атмосфера, що оточує листок, містить низьку концентрацію водяної пари і є ненасиченою. Таким чином, між внутрішнім та зовнішнім середовищами листка є градієнт концентрації або парціального тиску, який є *рушійною силою транспірації*.

Цей градієнт визначається за виразом:

$$J_m \approx C_л - C_п \approx e_л - e_п. \qquad (14.24)$$

Тут $(C_л - C_п)$ – градієнт концентрації; $(e_л - e_п)$ – градієнт тиску водяної пари між внутрішнім та зовнішнім середовищами листка (індекси „*л*" та „*п*" відповідають внутрішньому та зовнішньому середовищам листка).

Повітря та гази рухаються вздовж концентраційних градієнтів, від високих концентрацій до низьких. Завдяки цьому двоокис вуглецю проходить з повітря усередину листка, а водяна пара і кисень залишають листок. Речовина, яка рухається, відчуває опір завдяки силам внутрішнього тертя, що виникають під час взаємодії речовини з поверхнею або стінками внутрішніх просторів. Цей опір дифузійному потоку пропорційний відстані, вздовж якої відбувається потік, та обернено пропорційний коефіцієнту дифузії.

Якщо врахувати опори, які відчуває речовина з боку листка $R_л$ та граничного шару повітря $R_{гр}$, то рівняння, що описує транспіраційний потік буде мати вигляд:

$$J_m \approx \frac{e_л - e_п}{R_л + R_{гр}}. \qquad (14.25)$$

Швидкість транспірації, тобто швидкість, з якою водяна пара залишає листок, описується рівнянням:

$$E = \frac{d_{sл} - rd_{sп}}{R_л + R_{гр}} = \frac{d_{sл} - rd_{sгр}}{R_л + k_2\left(\frac{A^{0,3}B^{0,2}}{\upsilon^{0,5}}\right)}, \qquad (14.26)$$

де E вимірюється у кг/м^2·с; $d_{sл}$ – густина насичення водяної пари у внутрішньому середовищі листка (кг/м^3); d_{sa} – густина насичення водяної пари у зовнішньому повітрі (кг/м^3); r – відносна вологість (відносні одиниці); A та B – розміри листка (у напрямку руху повітряного потоку та у перпендикулярному напрямку відповідно); υ –швидкість вітру (м/с); $k_2 = 200$ с$^{1/2}$м$^{-1}$.

Таким чином, перенесення маси у рослині відбувається завдяки зменшенню водного тиску (утворення негативного тиску) у верхній частині рослин через дифузію води, яка залишає листок через продихи і потрапляє в атмосферне повітря. Цей безперервний рух

води від кореневої системи до листя називається *транспіраційним потоком.*

Процес транспірації істотно залежить від сонячного випромінювання, температури, вологості повітря, двоокису вуглецю, постачання води та мінерального живлення, атмосферних забруднень та вітру.

Приклад

Визначити швидкість транспірації E (тобто швидкість, з якою водяна пара залишає листок) для листка розмірами $A = B = 0{,}05$ м, якщо температура листка $T_л = 27{,}1\ ^0C$, температура повітря $T_п = 20\ ^0C$, швидкість вітру $\upsilon = 0{,}1$ м/с, відносна вологість $r = 0{,}8$, внутрішній опір листка $r_л = 500$ с/м, стала $k_2 = 200$ с$^{1/2}$·м$^{-1}$.

Розв’язання

Швидкість транспірації описується рівнянням (14.26). Густину насичення водяної пари у внутрішньому середовищі листка $d_{sл}$ та у зовнішньому повітрі d_{sn} знайдемо із співвідношення між густиною d та пружністю водяної пари p, значення якої наведено в табл. 1, 2 (див. додаток) для даної температури T:

$$d = \frac{pM}{RT_л},$$

де M − молекулярна маса (для водяної пари M = 18,02 г/моль); R = 8,3143 Дж/моль·К − універсальна газова стала.

Отже, густина насичення водяної пари у внутрішньому середовищі листка $d_{sл}$ для температури 27,1 ^{0}C дорівнює:

$$d_{sл} = \frac{pM}{RT_л} = \frac{3586 \cdot 18{,}02}{8{,}31 \cdot (273 + 27{,}1)} = \frac{64619{,}72}{2493{,}831} = 25{,}91 \text{ г/м}^3.$$

Пружність водяної пари при температурі 27,1 ^{0}C визначаємо з табл. 2 (додаток) як p = 3586 Па.

Густина насичення водяної пари у зовнішньому повітрі d_{sn} для температури 20 ^{0}C дорівнює:

$$d_{sn} = \frac{pM}{RT_n} = \frac{2337 \cdot 18{,}02}{8{,}31 \cdot (273 + 20)} = \frac{42112{,}74}{2434{,}83} = 17{,}30 \text{ г/м}^3.$$

Пружність водяної пари при температурі 20 ^{0}C визначаємо з табл. 2 (додаток) як p = 2337 Па.

Обчислимо величини:

$$A = 0{,}05^{0,3} = 0{,}4071;\ B^{0,2} = 0{,}05^{0,2} = 0{,}549;\ \upsilon = 0{,}1^{0,5} = 0{,}316.$$

Знаходимо опір граничного шару повітря:

$$R_{гр} = k_2\left(\frac{A^{0,3}\cdot B^{0,2}}{\upsilon^{0,5}}\right) = 200\ с^{1/2}м^{-1}\left(\frac{0{,}4071\cdot 0{,}549}{0{,}316}\right) = 141,45\ с/м.$$

Підставляємо всі дані у рівняння (19.5) і знаходимо швидкість транспірації:

$$E = \frac{d_{s\,л} - rd_{s\,п}}{R_л + R_{гр}} = \frac{d_{s\,л} - rd_{s\,гр}}{R_л + k_2\left(\frac{A^{0,3}B^{0,2}}{\upsilon^{0,5}}\right)} = \frac{25{,}91 - 0{,}8\cdot 17{,}3}{500 + 141{,}45} =$$

$$= 0{,}0188\ г/м^2\cdot с = 1{,}9\cdot 10^{-5}\ кг/\ м^2\cdot с.$$

Контрольне завдання

Визначити швидкість транспірації E для листка розмірами $A = B = 0{,}01$ м, якщо температура листка $T_л = 10{,}8\ ^0$C, температура повітря $T_п = 10\ ^0$C, швидкість вітру $\upsilon = 2{,}0$ м/с, відносна вологість $r = 0{,}6$, внутрішній опір листка $r_л = 1000$ с/м, стала $k_2 = 200\ с^{1/2}\cdot м^{-1}$.

Відповідь: $E = 0{,}5\cdot 10^{-5}$ кг/ м^2·с.

Приклад. Виразити приховану теплоту пароутворення λ води в *кДж·моль*$^{-1}$, якщо вона становить: *а)* $\lambda = 2{,}430\cdot 10^6$ Дж·кг$^{-1}$ при температурі 30 ^{0}С; *б)* $\lambda = 2{,}501\cdot 10^6$ Дж·кг$^{-1}$ при температурі 0 ^{0}С.

Розв´язання. Молярна маса води дорівнює сумі атомних мас атомів у молекулі, тобто $M = 2\cdot 1{,}00797 + 1\cdot 15{,}9994 = 18{,}0153$. Отже, один моль води (грам-моль, г-моль) дорівнює 18,0153 г. Приховану теплоту пароутворення в кДж·моль$^{-1}$ можна визначити за виразом:

$$\lambda\ (кДж\cdot моль^{-1}) = \lambda(\ Дж\cdot кг^{-1})\cdot M.$$

Звідси, прихована теплота пароутворення при температурі 30 ^{0}С дорівнює $\lambda = 2{,}430\cdot 10^6$ Дж·кг$^{-1}$·18,0153·10^{-3} кг = 43,78 кДж·моль$^{-1}$, а при температурі 0 ^{0}С $\lambda = 2{,}501\cdot 10^6$ Дж·кг$^{-1}$·18,0153·10^{-3} кг = 45,06 кДж·моль$^{-1}$.

Приклад. Визначити транспіраційний потік через мезофільну тканину листка, якщо прихована теплота пароутворення при температурі 25 ^{0}С дорівнює $\lambda = 44{,}0$ кДж·моль$^{-1}$.

Розв´язання. Використовуємо формулу (9.24), в яку підставляємо числові значення:

$$J_Q = \lambda E = 44{,}0\cdot 10^3\ Дж\cdot моль^{-1}\cdot 4\cdot 10^{-3}\ моль\cdot м^{-2}\cdot с^{-1} = 176\ Вт\cdot м^{-2}.$$

Повернемося до рівняння (9.21). Опір $R_п$, який зазнає транспіраційний потік з боку граничного шару, залежить від розмірів листка A (вздовж напрямку

повітряного потоку) і B (упоперек напрямку повітряного потоку), а також від швидкості υ поширення вітру [Gates, 1980]:

$$R_n = k_2 \frac{A^{0,3} B^{0,2}}{\upsilon^{0,5}}, \qquad (14.27)$$

де $k_2 = 200$ с$^{1/2}$м$^{-1}$.

14.14. Енергетичний баланс тварини

Рівняння загального енергетичного балансу тварини описується рівнянням [Gates, 2003]:

$$M - \lambda E + Q_A - \varepsilon\sigma(T_T + 273)^4 - k_1 \frac{\upsilon^{0,5}}{D^{0.5}}(T_s - T_a) - G = 0, \quad (14.28)$$

де M – продукція теплоти за рахунок метаболізму; λE – прихована теплота (випаровування); Q_A – поглинуте поверхнею тварини випромінювання; $\varepsilon\sigma(T_T + 273)^4$ – втрати енергії завдяки тепловому випромінюванню; ε – випромінювальна здатність тварини; σ – стала Стефана-Больцмана; $k_1 \frac{\upsilon^{0,5}}{D^{0,5}}(T_T - T_A)$ – втрати енергії завдяки конвекції, де k_1 – коефіцієнт пропорційності; T_s – температура поверхні тварини; T_a – температура повітря; υ – швидкість вітру; D – характерний розмір тварини; G – кількість теплоти, втраченої або придбаної за рахунок теплопровідності до холодного або теплого субстрату(Рис. 14.5).

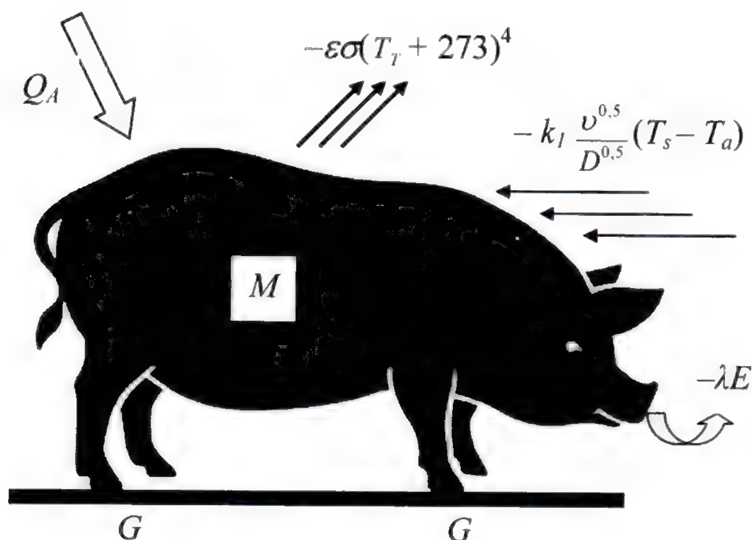


Рис. 14.5. **Основні процеси, що описують обмін енергією тварини з навколишнім середовищем** (пояснення в тексті)

Принциповою відміною енергетичного балансу тварини є *метаболізм* – сукупність хімічних процесів, що відбуваються в організмі тварини, завдяки яким підтримується життєдіяльність та структура живого організму, його ріст, репродукція та реакція на навколишнє середовище.

14.15. Енергетичний баланс листка та рослин

Рівняння, що характеризує стаціонарний енергетичний баланс листка, має такий вигляд:

$$Q_A = -\varepsilon\sigma(T_л + 273)^4 - k_1 \frac{\upsilon^{0,5}}{A^{0,5}}(T_л - T_a) + \lambda \frac{d_{s\,л} - rd_{s\,гр}}{R_л + k_2\left(\frac{A^{0,3}B^{0,2}}{\upsilon^{0,5}}\right)}, \quad (14.29)$$

де Q_A – поглинута листком енергія; де $T_л$ – температура листка; T_a – температура повітря; $d_{sл}$ – густина насичення водяної пари у внутрішньому середовищі листка (кг/м^3); $d_{sгр}$ – густина насичення водяної пари у граничному шарі повітря (кг/м^3); r – відносна вологість (відносні одиниці); $R_л$ – внутрішній опір листка; A та B – розміри листка (у напрямку руху повітряного потоку та у перпендикулярному напрямку відповідно); υ – швидкість вітру (м/с); k_2 – коефіцієнт пропорційності (Рис.14.6).

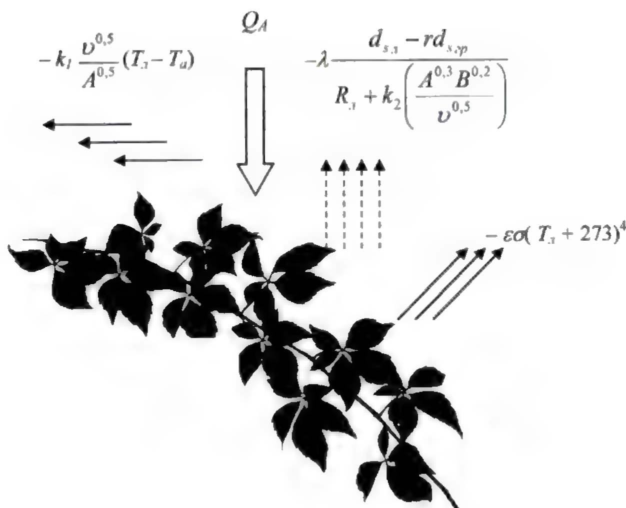


Рис. 14.6. **Основні процеси, що описують обмін енергією рослини з навколишнім середовищем** (пояснення в тексті)

Контрольне завдання

Визначити інтенсивність $R_{сум}$ випромінювання, поглинутого листком розмірами A = B = 0,05 м, якщо температура листка $T_л$ = 27,1 ^{0}С, температура повітря $T_п$ = 20 ^{0}С, швидкість вітру υ = 0,1 м/с, відносна вологість r = 0,8, внутрішній опір листка $r_л$ = 500 с/м, стала k_2 = 200 с$^{1/2}$·м$^{-1}$, ε = 0,96, а енергетичний баланс листка визначається за виразом:

*Відповідь:*600 Вт/м^2.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

Що є рушійною силою транспірації?
Від чого залежить транспірація?
Які зовнішні умови впливають на транспірацію?
Від чого залежить опір дифузійному потоку?

15. ТЕРМОБІОЛОГІЯ

Термобіологія – розділ біофізики, який вивчає механізми впливу зовнішніх теплових факторів на живі організми та реакцію організмів на ці фактори (терморецепцію).

15.1. Эктотермы и эндотермы

Первоначально термины *теплокровные* и *холоднокровные* животные были созданы для описания характера температуры животных; их и сейчас можно встретить в литературе. Эти термины подчеркивают различия в тепловом восприятии животных – с одной стороны, теплых на ощупь млекопитающих или птиц, и с другой – прохладных, к которым можно отнести других животных, в первую очередь рыб, амфибий и рептилий.

Однако, эти термины нельзя считать достаточно строгими с научной точки зрения. Действительно, некоторые так называемые «холоднокровные» животные (рептилии и ряд насекомых) приближаются по своей температуре к «теплокровным» после некоторого периода пребывания на солнце. Некоторые насекомые (шмели, ночные бабочки и др.) способны повышать температуру тела и поддерживать её в полёте за счёт предполётной работы летательных мышц.

Более предпочтительными представляются термины пойкилотермные и гомойотермные.

Пойкилотермные животные могут контролировать температуру своего тела только за счет определенного поведения (например, перемещаясь в тень или на солнце) или с помощью изменения состояния (спячка, оцепенение, изменение суточной активности и др.). К ним относятся пресмыкающиеся, земноводные, рыбы и беспозвоночные.

Гомойтермные животные характеризуются высоким уровнем обменных процессов, которые обеспечивают поддержание постоянной температуры тела даже при значительных колебаниях температуры внешней среды. Тепло выделяется при биохимических реакциях внутри организма. К ним можно отнести млекопитающих и птиц.

Но и в этой терминологии имеют место неоднозначности и логические ошибки. Так, рыба, живущая на глубине в холодной воде при температуре 5 ^{0}С не демонстрирует вообще признаки пойкилотермного организма. Насекомых или древесных лягушек,

обитающих в подстилке тропического леса, можно отнести к гомойтермным организмам.

Более современным и корректным является разделение животных на эктотермов и эндотермов.

Эктотермы – это организмы, получающие тепло из окружающей среды, в первую очередь от таких внешних источников тепла, как Солнце или нагретые им субстраты.

Эндотермы – это организмы, які регулюють температуру тіла за рахунок внутрішньої теплопродукції.

15.2. Термонейтральна зона

Ендотермні організми здатні підтримувати температуру тіла на постійному (35-40 ^{0}C) рівні; саме через це вони віддають теплоту навколишньому середовищу. Втрати тепла сповільнюються завдяки теплоізоляції, функції якої виконують волосяний покрив, підшкіряний жир, оперення, а також за допомогою регуляції кровотоку під поверхнею шкіри. Слід зазначити, що незважаючи на високу теплоізоляцію, процес збереження тепла у ендотермних тварин досягається завдяки інтенсивним метаболічним затратам.

До теплопродукції ендотермних тварин можна застосувати концепцію *термонейтральної зони* (зони температурного комфорту) – області температур навколишнього середовища, в межах якої швидкість обміну речовин і, отже, теплопродукція не змінюється (Рис.15.1).

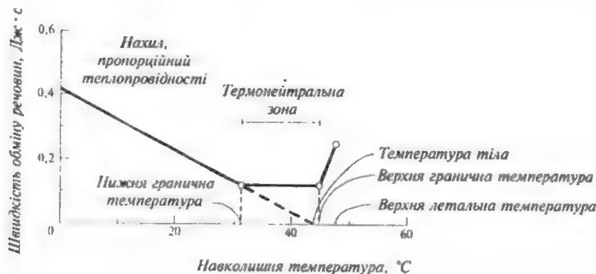


Рис. 15.1. **Вплив навколишньої температури на швидкість обміну речовин ендотермних тварин**

В цих межах температур тварина не відчуває ні тепла, ні холоду; для різних тварин ця область різна. При температурах менших, ніж нижня гранична, ця швидкість збільшується лінійно із зменшенням температури; в межах термонейтральної зони температура не змінюється; при температурах, що перевищують верхню граничну температуру,

швидкість обміну речовин збільшується, доки температура не досягне летальних значень.

15.3. Температурні режими тварин

Птахи. Температура тіла у різних видів птахів варіює від 37 °С до 45,5 °С і в середньому у більшості видів становить 42,2 °С. Температура тіла у птахів значно вище вдень, ніж вночі (навпаки у сов), а у самок вище, ніж у самців. Птахи не мають потових залоз. Охолодження тіла досягається за допомогою високорозвиненою дихальної системи. Також птиці охолоджуються, перебуваючи в тіні або у воді.

15.4. Вплив високих температур на ендотермних тварин

В умовах спекотного і сухого клімату ендотермні тварини мають перевагу, обумовлену невеликим значенням відношення "поверхня-маса" і високою теплоємністю. Через те, що тканини в основному складаються з води, теплоємність цих тканин становить $c_в$ = 4186,8 Дж/(кг·^{0}С) для інтервалу температур 0-40 ^{0}С. Отже, чим більше тварина, тим більшу кількість теплоти містить її тіло при даній температурі. Важливу роль у процесі тепловіддачі відіграє регуляція кровотоку: при високих температурах кровоносні судини шкіри розширюються і тепловіддача збільшується. Такі судини знаходяться, наприклад, у вухах слонів та мешканців пустелі Сахари лисице подібних фенеків (*Fennecus zerda*).

Теплокровні тварини здатні адаптуватися до зміни температури навколишнього середовища шляхом зміни розмірів та форми тіла або окремих частин тіла. Так, африканський слон (*Loxodonta africana*) має зовнішні вуха, площа поверхні яких досягає 20 % загальної площі тіла тварини. Нагадаємо, що для слона масою 4000 кг теплові витрати досягають 4650 Вт. Рух зовнішніх вух дає можливість слону реалізувати ефективну терморегуляцію тіла. Розподіл температури вух слона залежно від температури довкілля наведено на рис. 9.6.

Якщо температура зовнішнього середовища перевищує верхню границю термонейтральної зони, тепло активно розсіюється за допомогою процесу випаровування: або потовиділення, або пришвидшеного дихання – *поліпное.* Процес потовиділення не завжди супроводжується випаровуванням вологи. Ефективним засобом збереження в організмі тепла і води є дихання через рот (а не тільки через ніс). Тварина (наприклад, собака), яка страждає від

перегрівання, вдихає через ніс, а видихає через рот, забезпечуючи додаткове випаровування з поверхні язика.

Підвищення температури зовнішнього середовища впливає на інтенсивність процесів тепловіддачі (Рис. 15.2) Так, кількість теплоти, якою обмінюється тварина завдяки випромінюванню або конвекції, прямує до нуля, якщо температура тіла тварини і навколишнього середовища однакові (*див. формули* (16.5, 16.7, (18.9)). В той же час процес випаровування активізується зі зростанням температури.

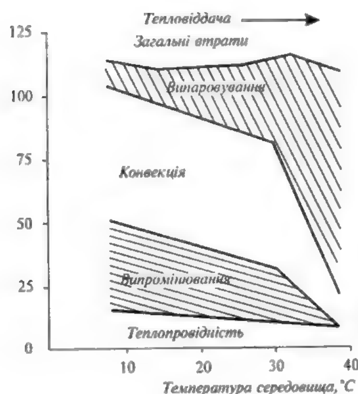


Рис.15.2. **Кількісні параметри втрати тепла твариною при різних температурах повітря**

Вплив високих температур викликає збільшення швидкості обміну речовин , що сприяє підвищенню продукції теплоти. Крім того, процеси дихання і випаровування спричиняють збезводнення організму. Стан організму, зумовлений підвищеною температурою тіла, називається *гіпертермією*. Коли сільськогосподарських тварин, мешканців європейських країн, транспортують у тропічні або субтропічні зони, вони стикаються з тепловими стресами. Втрата апетиту, зниження здатності споживати, перетравлювати та використовувати корми, порушення терморегуляції та обміну речовин – все це призводить, у свою чергу, до сповільнення розвитку тварин та зменшення тваринницької продукції.

В спекотну зволожену погоду тваринам важко віддавати теплоту через те, що процеси випаровування неефективні. Фізична робота, яку змушені виконувати тварини, призводить до небезпечного підвищення температури тіла. Аналогічна ситуація відбувається, коли собаку закривають у машині, що знаходиться на сонці; продукти дихання насичують повітря водяною парою і подальші втрати теплоти стають неможливими. Перевищення температурою значень 41,5–42,5 ^{0}С призводить до серйозного порушення функціонування організму і втрати свідомості, тобто до

теплового удару. Несприятливий вплив високих температур пов'язаний з відносною вологістю повітря – чим менша відносна вологість, тим вища вірогідність зневоднення організму. Безумовно, суттєву роль відіграє тривалість дії високих температур.

15.5. Вплив низьких температур на ендотермних тварин

Ефективним засобом протидії низьким температурам у ендотермних організмів є волосяний покрив або підшкіряний жир, які виконують функції теплоізолятора (теплопровідність хутра та жиру, як можна впевнитися з табл. 9.1, невисока).

9.1. Теплопровідність деяких речовин

Речовина	Теплопровідність, Вт/(м·К)	Температура, °С
Повітря	0,0257	20
Вода	0,599	20
Жир	0,205	20
Шкіра	0,502	20
М'язи	0,4	20
Хутро	0,036–0,063	20

Звуження та розширення судин. Зміна теплопровідності під час тепловіддачі здійснюється за рахунок інтенсивності периферійного кровотоку, або теплоізоляційної ефективності волосяного покриву або оперення. Регуляція шкіряного кровотоку забезпечується шунтуванням артеріальної крові (рис.15.3): у шкірі судини звужуються, тоді як потоки крові внутрішніх органів збільшуються. Теж саме відбувається у підшкіряному жирі.

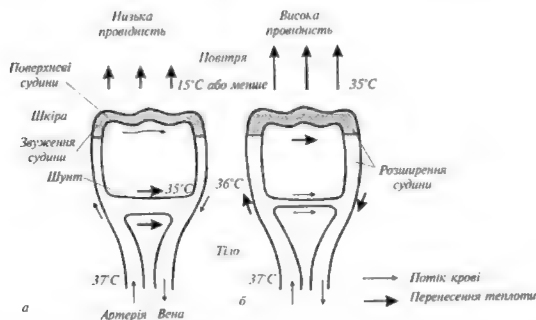


Рис. 15.3. **Роль підшкіряного кровотоку в регуляції теплопровідності тканин організму**

Так, наприклад, мешканець арктичних регіонів карібу демонструє такий розподіл температури різних ділянок тіла у відповідь на екстремальні температурні умови: якщо температура повітря дорівнює мінус 31 ^{0}C, температура тіла карібу становить 38 ^{0}C, тоді як температура кінцівок досягає 9 ^{0}C [Irving and Krog, 1955].

Участь волосяного та шкіряного покривів. Шерсть позбавлена кровопостачання, тому її теплоізоляційні властивості змінюються при зміні кута нахилу волосся і товщини волосяного покриву тварини (рис. 15.4).

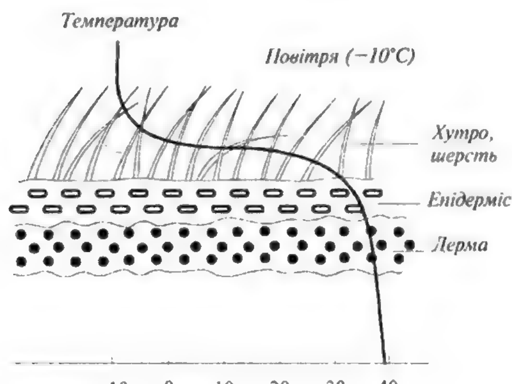


Рис. 15.4. **Градієнт температури, що встановлюється на волосяному та шкіряному покривах тварини**

Так, наприклад, корова чорно-рябої породи реагує на зменшення температури від +11,0 ^{0}C до –24,5 ^{0}C збільшенням кута нахилу волосу від 28^0 до 63^0 відповідно.

Гуртування та агрегація. Пінгвіни, які мешкають в екстремальних кліматичних умовах (температура повітря мінус 50 ^{0}C, швидкість руху повітря 160 км/г), рятуються від холоду, утворюючи великі скупчення (кількістю до 6000 особин біомасою до 100 т). Така агрегація птахів дає можливість зекономити 80 % тепла порівняно із звичайними птахами.

Вівцебики також утворюють взимку угруповання кількістю до 100, а тюлені – до 1000-1500 голів. Процеси агрегації також притаманні дрібним птахам, рептиліям та комахам під час холодної погоди.

Термогенез. Якщо температура зовнішнього середовища менша нижньої границі термонейтральної зони, в процес залучається *термогенез*. Розрізняють два типи термогенезу – за рахунок активації по всьому організму ферментативних систем обміну жирів і через появу тремтіння.

Перший спосіб грунтується на тому, що під час розщеплення або окислення жирів виділяється тепло. У деяких тварин, які реалізують цей спосіб теплопродукції, є спеціалізована бура жирова тканина, що знаходиться в області шиї та проміж лопатками. В цій тканині, яка насичена кровоносними судинами і містить багато мітохондрій, відбувається процес окислення жирів, що супроводжується виділенням тепла.

Другий спосіб передбачає можливість нагрівання організму за рахунок м’язових скорочень. Нервова система активізує різні групи скелетних м’язів, внаслідок чого виникають дрібні результуючі рухи – тремтіння. Хімічна енергія, що утворюється через гідроліз АТФ, звільняється у вигляді тепла. Втрати тепла у таких тварин зменшуються також за рахунок невеликого значення відношення “поверхня/об’єм”.

Використання нір. Багато тварин використовують як прості підземні нори довжиною від кількох сантиметрів, так й розвинені підземні мережі тунелів та камер довжиною до кількох сотен метрів. Так, американський байбак викопує близько 1 $м^3$ грунту, переміщуючи 320 кг грунту.

Використання нір дає можливість арктичним птахам мешкати при температурі 10–20 ^{0}С під сніговим покривом, тоді як зовнішня температура становить –10 ^{0}С.

Забарвлення. Деякі ендотермні тварини характеризуються набором світлих і темних плям на зовнішньому покриві. Так, антилопи савани мають білі морди, крижі та черевні поверхні, що зменшує поглинання короткохвильового випромінювання, відбитого від світлих піщаних грунтів та під час обертання голови до Сонця.

Чорний колір спіни пінгвінів дає можливість накопичити тепло завдяки сонячному випромінюванню в умовах суворого клімату Антарктиди.

Міграція – це регулярне переміщення тварин між альтернативними ареалами мешкання в різні пори року, які характеризуються зміною температурних умов. Основні фактори, що ініціюють міграцію – зміна тривалості дня, ендогенні (внутрішні) ритми, несприятливі умови мешкання – погода для птахів, припливи та відливи для

риб, перенаселеність для комах, температурна ситуація для попелиць. Міграція ендотермних тварин може відбуватися на великі відстані в межах материків чи між ними (рис. 15.5)

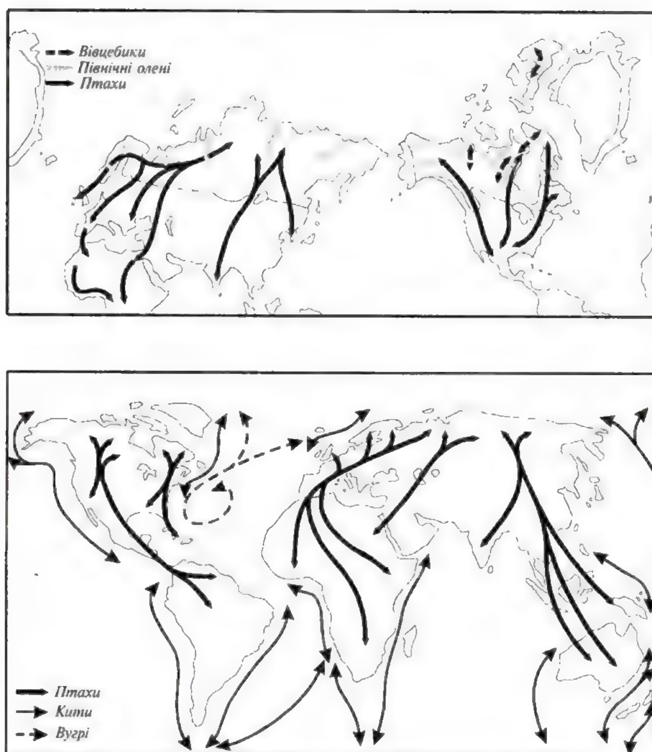


Рис. 15.5. **Основні маршрути міграції наземних та морських тварин**

Багато видів птахів мають високий рівень чутливості до холоду, через що ці види мігрують в теплі кліматичні умови впродовж зими. На відміну від цього, толерантні до холоду види мігрують в холодні регіони, щоб уникнути занадто теплих кліматичних умов.

15.6. Вплив теплових факторів на ектотермних тварин

Ектотермні організми отримують теплоту з навколишнього середовища за рахунок сонячного (прямого, розсіяного і відбитого)

випромінювання, атмосферного випромінювання; теплообмін здійснюється шляхом теплопровідності, конвекції, випаровування і випромінювання.

У ектотермних організмів теплопровідність тіла висока, оскільки вони погано ізольовані. Внаслідок цього тепло, яке виділяється через обмінні процеси, швидко переходить у навколишнє середовище. З іншого боку, висока теплопровідність дозволяє легко поглинати тепло з довкілля.

В ектотермів протягом еволюційного розвитку розвинулася певна стратегія виживання в стресових температурних умовах. Деякі ектотермні організми спроможні змінювати частоту серцевих скорочень або кровотоку в поверхневих тканинах, завдяки чому нагрівання тіла проходить значно швидше, ніж охолодження. Ектотерми, що мешкають в умовах холодного клімату, мають у клітинах речовини-антифрізи, що дозволяє витримувати температури нижче нуля; інші використовують тремтіння або скорочення м'язів, або регулюють кровоток крізь шкіру. Існують ектортерми, в тканинах яких не утворюються кристалики льоду.

Просторова орієнтація. Можлива поведінкова терморегуляція за рахунок вибору місця або орієнтації тіла. Так, тварини малих розмірів можуть орієнтувати своє положення відносно Сонця з тим, щоб забезпечити ефективне нагрівання. Температура тіла крилатої комахи може збільшитися при цьому на 15 ^{0}C (Рис.15.6).

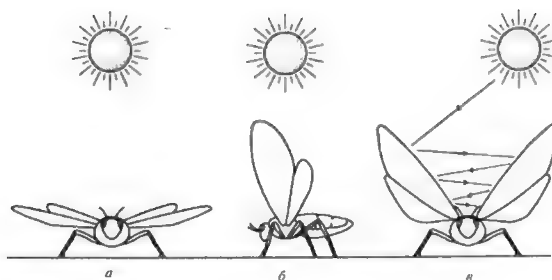


Рис. 15.6. **Три положення, які можуть приймати комаха під сонячним випромінюванням**: *а* – дорсальне; *б* – латеральне; *в* – при якому відбувається багаторазове відбивання сонячного випромінювання

Термогенез. Деякі змії, такі як індійської пітон (*Python* spp.), використовують термогенез під час інкубації яєць (рис. 15.7). Самка

щільно закручується навколо кладки яєць і виробляє низькочастотні інтенсивні тремтіння тілом, піднімаючи температуру кладки до 30-33 ^{0}C, інколи на 7-8 градусів ^{0}C вище навколишньої температури. Таким чином, тремтіння дозволяє досягти нагрівання до рівня, притаманного ендотермним тваринам. Така поведінка сприяє швидкому розвитку молоді.

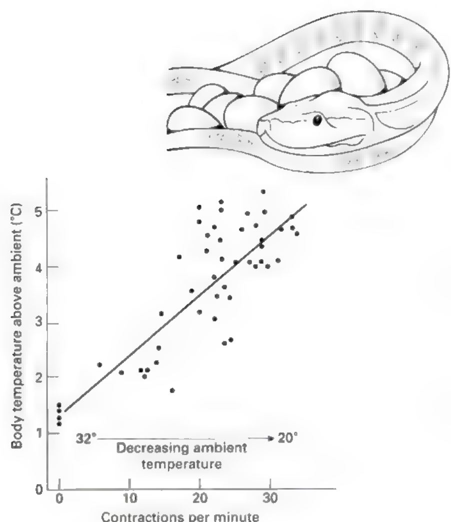


Рис. 15.7. **Залежність різниці температури тіла індійського пітона (*Python* spp.) та температури оточуючого повітря від інтенсивності скорочень завдяки термогенезу під час інкубації яєць** [Willmer et al., 2000].

Деякі види молі, жуків, бабок, мух, ос і бджіл також застосовують тремтіння, щоб зігріти свої м'язи перед польотом.

Забарвлення. Ще один спосіб адаптуватися до зовнішньої температури є використання тваринами певного забарвлення. Відомо, що біле та світле забарвлення характеризується більшим відбиванням сонячного випромінювання, тоді як чорне або темне призводить до його поглинання.

Здатність змінювати забарвлення шкіри залежно від температури повітря демонструють хамелеони, ропухи, ящірки.

Так, тростинна ропуха *Hyperolius viridiflavus*, що мешкає в африканській савані, здатна змінювати з початком сухого сезону свій

колір від жовто-коричневого до яскраво-білого; в цьому процесі беруть участь іридофорні клітини, які містять кристали, що викликають інтерференцію оптичного випромінювання з подальшим його послабленням.

Лабораторні експерименти з південноамериканською ропухою *Bokermannohyla alvarengai* довели, що під час утримання тваринки у темряві або при низькій (20 ^{0}C) температурі шкіра її становиться темною, тоді як умови освітлення або більш висока температура (30 ^{0}C) викликають посвітління шкіри.

У комах (сарани, жуків, бабок) забарвлення змінюється завдяки фазовим змінам ліпідів кутикули від майже чорного до металево синього або зеленого при підвищенні температури. Рівень забарвлення впливає на відбивання сонячного випромінювання. Комаха з білим або світлим забарвленням нагріваються повільніше, ніж ті, що мають темний колір. Через це активність темнозабарвлених комах збільшується на світанку або в сутінках, тоді як світлозабарвлених комах – опівдні. В той же час рівень відбивання сонячного випромінювання зовнішнім покривом у ектотермних тварин залежить від температури — деякі види ропух під час нагрівання змінюють відбивання від 35% до 60%, а хамелеон *Chamaeleo dilepis* — від 31% при 20 °C до 46% при 35 °C.

15.7. Поведінкова реакція тварин на температуру

Комахи. Живі організми здатні виявляти адаптивну поведінку щодо температурних градієнтів; рух організму у бік джерела температури або від нього називається *термотаксисом*. Нематоди (*Caenorhabditis elegans*), які паразитують на теплокровних тваринах, переміщуються до більш високих температур. Термотаксис мають личинки та дорослі особини дрозофіли (*Drosophila*). Слимаки також рухаються у бік температури, якій віддається перевага. Очевидно, термотаксис дає можливість кліщу вароа знаходити бджолу.

Птахи. Деякі птахи застосовують терморецепцію для викнання певних фізіологічних потреб. Так, смітні кури (*Alectura lathami*), які широко поширені у східній Австралії, демонструють під час інкубаційного періоду унікальну поведінку, яка грунтується на терморецепції. Представники цих птахів будують великі (діаметром 4 м та висотою 1,5 м) гнізда з обпалого листя та компосту. Яйця (близько 16-24 шт.) закопуються у компостний матеріал, де вони зберігаються при температурі 33−35 ^{0}C. Температура регулюється півником, який розриває чи засипає купу компостного матеріалу.

Риби. Температура навколишнього середовища є важливим зовнішнім фактором для риб, більшість з яких нерестяться весною.

Оптимальна для нересту і ембріонального розвитку температура не перевищує 8^0С. Молодь і дорослі риби мають інші діапазони оптимальних температур: 20-21^0С для лососевих, 22-23^0С для сигових тощо. Підвищення температури на 2^0С порівняно з нормальною для осені і зими може несприятливо позначитися на нересті сигів, а підвищення на 5-6^0С температури води може викликати смертність ембріонів лососевих і затримки у розвитку молоді.

Більшість прісноводних риб мають температуру замерзання власних рідин на 0,5 °С меншу, ніж температуру замерзання прісної води. Температура замерзання сироватки прісноводних риб варіює від –0,50 °С до –0,65 °С. Тому навіть якщо температура води в річках чи озерах спадає до точки замерзання, у живих організмів ще є можливість вижити.

В океанах максимальна температура води становить близько 30°С, а мінімальна коливається в межах від від –1,7 °С до –1,9 °С. Температура замерзання сироватки морських риб варіює від –0,50 °С до –0,8 °С. Отже, мешканці морських вод, такі як *Boreogadus saida, Lycodes turneri, Liparis koefoedi, Gymnacanthus tricuspis, Icelus spatula*, мають внутрішні рідини суперохолодженими на приблизно 0,8°С. Вижити в таких екстремальних умовах рибам допомагають антифризи гликопротеінової природи. Деякі риби (наприклад, *Salvelinus alpinus)* запобігають впливу небезпечних низьких температур завдяки міграції з солених вод у прісні, температура яких перевищує точку замерзання внутрішніх рідин.

Щодо максимальних температур водного середовища, то варто зазначити пустельні джерела, температура води в яких досягатиме +40 ^{0} С і в яких мешкають риби, представникі родин *Cyprinodontidae* та *Terapontidae*, а також роду *Tilapia.* Ці риби плавають поблизу кромки джерел, де вода охолоджується.

Міграція ектотермних тварин. Міграція може здійснюватися на невеликі відстані (ропухи та черепахи переходять на більшу глибини водойм, павуки, змії, кажани та ведмеді шукають нори), або на великі відстані (більшість монархів *Danaus plexippus* долає шлях більше 2500 км – із півдня Канади до центру Мексики).

15.8. Вплив теплових факторів на рослини

Термогенні рослини мають здатність підіймати свою температуру вище, ніж температура навколишнього середовища завдяки теплу, що генерується в мітохондріях, як вторинний процес клітинного дихання. Термогенні квітки або суцвіття зустрічаються у представників *Araceae*, *Annonaceae*, *Nymphaeaceae*, *Aristolochiaceae*, *Arecaceae* і *Cyclanthaceae*, *Magnoliaceae*, *Nelumbonaceae*, *Rafflesiaceae*; термогенні стробіли – у *Cycadaceae* [Подорванов, 2014].

Деякі квіти, наприклад, мак полярний (*Papaver radicatum*) мають форму чаші і обертаються за допомогою фототропізму таким чином, що їх віночок завжди вказують у бік Сонця Їх форма діє як параболічний відбивач, який концентрує випромінювання в центр квітки, забезпечуючи підвищення температури квітки на 5-8 ^{0}C вище температури навколишнього середовища (рис. 15.8).

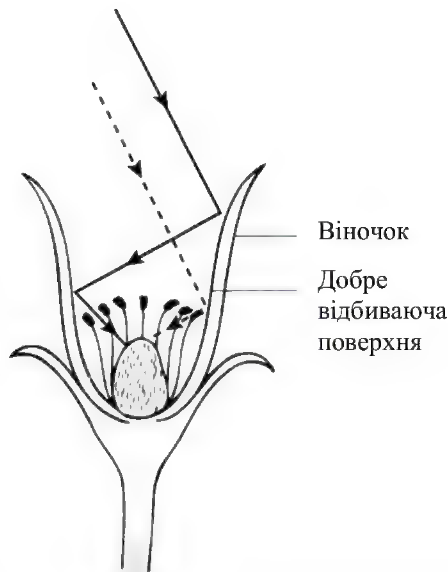


Рис. 15.8. **Застосування полярними квітами параболічних рефлекторів**

Скунсова капуста (*Symplocarpus foetidus*) росте на східному узбережжі США. Цю рослину відрізняє здатність генерувати

температури до 15-35 ° C вище температури навколишнього повітря за рахунок розсіювання енергії дихального транспорту з тим, щоб розплавити оточуючий сніг ранньою весною (Рис. 15.9).



Рис.15.9. **Скунсова капуста розплавляє оточуючий сніг ранньою весною**

Огидний запах залучає запилювачів рослини, таких як мухи, веснянки та бджоли, або перешкоджає пошкодженню з боку великих тварин.

16. ТЕРМОРЕЦЕПЦіЯ

16.1. Терморецептори

Терморецепція – це процесс, за допомогою якого організм сприймає температуру зовнішнього середовища і внутрішнього середовища (температуру тіла).

Процес включає дію теплової енергії (температури) на нервові закінчення або спеціалізовані клітини, відомі як *терморецептори*, які у відповідь на подразнення створюють сигнал у вигляді нервових імпульсів та передають їх до центральної нервової системи.

Терморецептор являю собою частину сенсорного нейрона, який кодує абсолютні та відносні зміни температури в межах нешкідливого діапазону.

Шкіра містить два типи терморецепторів – тільця Руффини, що реагують на тепло, і колбочки Краузе, що реагують на холод. Але основними температурними рецепторами шкіри є численні вільні нервові закінчення, які є первинними сенсорними органами. Вільні нервові закінчення представлені кінцевими розгалуженнями дендритів сенсорних нейронів. Вони розташоввані в епідермісі і дермі.

Терморецептори ссавців розташовані в шкіряному покриві, навколо рота, язика, носа, губ, очей, вух, а також на кінцівках.

Згідно з результатами досліджень глибина розташування теплових рецепторів становить 0,28-0,30 мм, а холодових – 0,10-0,17 мм. У ссавців більшість холодових рецепторів представлені мієлінізірованими *Aδ*-волокнами, а більшість теплових – немієлінізірованими *C*-волокнами.

Дослідження терморецепції та терморегуляції у птахів показують, що терморецептори існують не тільки в шкірі на тілі, але і в шкірі голови та на ділянках, позбавлених оперення. Терморецептори також знаходяться у спинному мозку і стовбурі головного мозку (хоча, мабуть, не в гіпоталамусі).

16.2. Процеси міжклітинної взаємодії

Основне призначення нервової системи організму полягає в швидкій передачі інформації. Функціональними одиницями нервової системи є клітини, що звуться *нейронами*. Кожний нейрон складається з клітинного тіла, з якого стирчать невеликі розгалужені



відростки – *дендрити*, а також один довгий відросток – *аксон* (рис.16.1).

Рис. 16.1**. Зображення нейрона**: 1 – дендрити; 2 – ядро; 3 – тіло клітини; 4 – мієлінова оболонка; 5 – вузли Ранвье; 6 – аксон [Sybesma, 1989]

з декількох шарів ліпідної мембрани, яка періодично перекривається, утворюючи *вузли Ранвье*. Закінчується нейрон *нервовими закінченнями.* Пучки клітинних тіл називаються *гангліями*, а пучки аксонов – *нервами.*

Завдяки нервовим клітинам здійснюється хімічна сигналізація –електричний сигнал у вигляді потенціалу дії поширюється вздовж нервового волокна, у нервовому закінченні якого відбувається перетворення цього сигналу у хімічний процес, що супроводжується виділенням *нейромедіатора*. Останній досягає клітини-мішені за рахунок дифузії.

Передача збудження з нервової клітини на м'язові клітини відбувається за допомогою спеціалізованого структурного утворення - *синапсу*, який складається з предсинаптичної частини (нервового закінчення), синаптичної щілини і постсинаптичної частини (рис.16.2.).

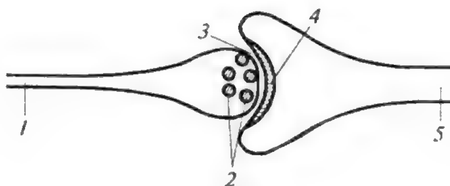


Рис. 16.2. **Зображення синапсу**: 1 – предсинаптична частина; 2 – синаптичні пухирці; 3 – синаптична щілина; 4 – мембрана; 5 – постсинаптична частина [Sybesma, 1989]

У пресинаптичній структурі знаходяться внутрішньоклітинні синаптичні пухирці, що містять високі концентрації медіаторів.

Як тільки потенціал дії наближається до предсинаптичної структури, з останньої виділяються молекули медіатора (ацетилхоліна), які швидко (близько 1 мс) дифундують крізь синаптичну щілину (розміри якої становлять 10-50 нм) і досягають закінчення постсинаптичної частини – мембрани, в якій знаходиться білок-рецептор (холінорецептор). З'єднання ацетилхоліна з холінорецептором призводить до зміни структури і проникності постсинаптичної мембрани для іонів натрію, що викликає деполяризацію постсинаптичної мембрани і виникнення у м'язовому волокні потенціалу дії, що поширюється.

16.3. Механізми терморецепції

У ссавців більшість холодових рецепторів представлені мієлінізірованими $A\delta$-волокнами діаметром 1,5-3мкм, а більшість теплових – немієлінізірованими *С*-волокнами діаметром 1-2 мкм. .

Оскільки $A\delta$-волокна мієлінізіровані, вони передають інформацію за допомогою набагато швидше, ніж немієлінізіровані *С*-волокна. Так, швидксть поширення інформаціїї $A\delta$-волокнами становить 19 м/с, а *С*-волокнами – 0,8 м/с. *С*-волокна зазвичай іннервують епідерміс, у той час як $A\delta$-волокна іннервують шар між епідермісом і дермою на глибині приблизно 150 мкм (Рис.16.3).

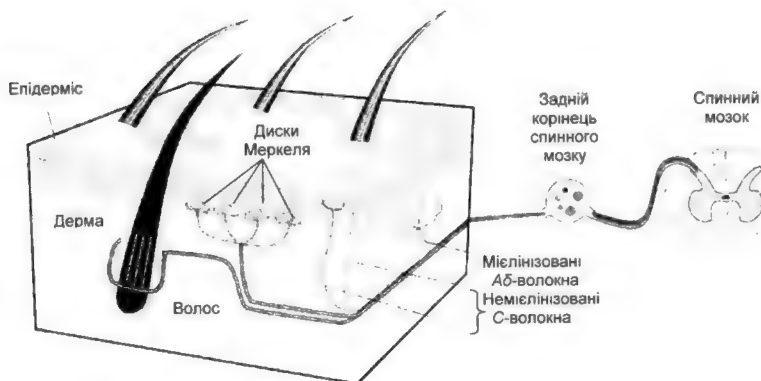


Рис.16.3. **Розміщення аферентних $A\delta$-волокон та С-волокон в шкірі** web.pdx.edu/~zelickr/sensory-physiology/.../05.../thermo-only.pdf

е

закінчення чутливого нейрона) відбувається перетворення енергії зовнішнього подразнення у рецепторний сигнал.

Цей процес включає в себе взаємодію стимулу з рецепторною білковою молекулою, яка входить у склад клітинної мембрани рецепторної клітини; внутрішньоклітинні процеси посилення і передачі сенсорного стимулу в межах рецепторної клітини та відкривання іонних каналів, що знаходяться в мембрані рецептора, через які починає проходити іонний струм, призводить до деполяризації клітинної мембрани рецепторної клітини (виникнення так званого рецепторного потенціалу). У рецепторі цей потенціал діє на найбільш чутливі ділянки мембрани, здатні генерувати електричні нервові імпульси.

Нервовий імпульс – це рухома хвиля змін у стані мембрани. Вона включає в себе відкривання та закривання мембранних іонних каналів, що змінює трансмембранні потоки іонів та впливає на електричний потенціал мембрани. Якщо зовнішня енергія подразнення (стимулу) зазнає трансформацію безпосередньо в мембрані нервових закінчень (а саме це відбувається в шкірі під впливом теплового подразнення), то такі рецептори позначаються як *первинні.*

В останні десятиліття було ідентифіковано як терморецептори деякі білки, які виконують функції термочутливих іонних каналів *перехідного рецепторного потенціалу* (Transient Receptor Potential, TRP). Через іонні канали проходять іони Na^+ (натрію), K^+ (калію), Cl^- (хлору) і Ca^{2+} (кальцію). Завдяки відкриванню та закриванню іонних каналів змінюється концентрація іонів по різні сторони мембрани і відбувається зсув мембранного потенціалу.

Білки перехідних рецепторних потенціал-залежних каналів (TRPC1, TRPC3, TRPC4, TRPC5, TRPC6 і TRPC7) утворюють канали в клітинній мембрані, через які іони кальцію і натрію входять у клітину. Ці канали схожі за своєю будовою з калієвими каналами. Серед них шість каналів ідентифіковані як термочутливі. Зокрема, канали TRPV1, TRPV2, TRPV3 і TRPV4 активуються нагріванням, а TRPM8 і TRPA1 – охолодженням [Dhaka et al., 2006].

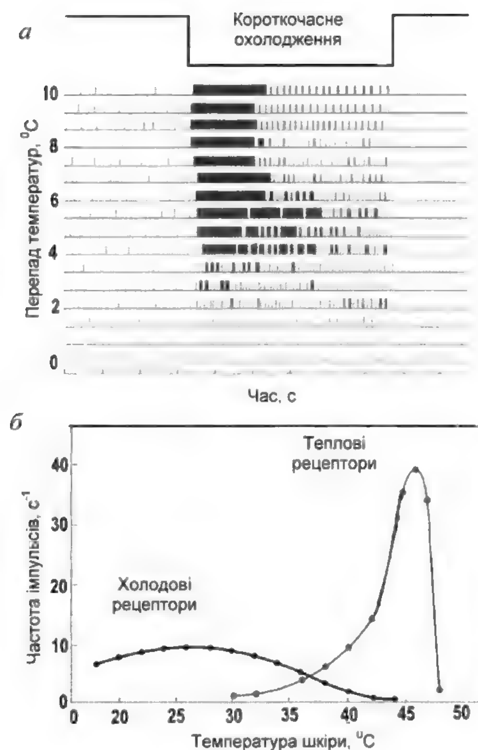


Рис. 16.4. **Температурні рецептори:** *а* -електрична активність аферентних аксонів холодового рецептора у відповідь на короткочасне зниження температури шкіри; *б* - середня статистична частота розряду популяцій холодових і теплових рецепторів. [http://medbiol.ru/medbiol/ssb/00139501.htm]

Специфічні терморецептори (рецептори холоду і тепла) характеризуються низкою загальних показників. Так, при постійній температурі шкіри вони розряджаються з частотою, що залежить від температури (*статична реакція*). У разі зміни температури шкіри вони збільшують або зменшують частоту розряду (*динамічна реакція*). Рис.16.4,*а* демонструє відгук рецептора холоду на короткочасне зниження температури шкіри, а Рис.16.4,*б* – середню статистичну частоту розряду холодових і теплових рецепторів.

Терморецептори шкіри являють собою модулятори частоти – вони перетворюють певну інтенсивність теплового подразнення у певну частоту електричних імпульсів. Нервові волокна, що йдуть від теплових рецепторів, активні в області 30-47 ^{0}С, причому максимальна частота спостерігається при 45 ^{0}С; волокна від холодових рецепторів активні в діапазоні 10-40 ^{0}С з максимальною частотою імпульсів близько 27 ^{0}С (у різних рецепторів). В проміжній області імпульси виникають з боку як теплових, так і холодових рецепторів; ця ситуація відповідає нейтральному стану, коли не відчувається ні тепло, ні холод. Максимальний сталий розряд теплових рецепторів становить 3,7 імп/с, а холодових – 10 імп/с.

Стимулом для теплового рецептора є нагрівання, яке призводить до збільшення швидкості розряду; охолодження призводить до зменшення швидкості розряду теплового рецептора. Для холодових рецепторів швидкість розряду зростає під час охолодження і зменшується під час нагрівання.

Терморецептори – це біологічні структури, в яких при контакті з тепловим фактором виникає нервовий імпульс, що передається по дендритах до тіла нейрона. Цей імпульс надходить у різні відділи центральної нервової системи, яка здійснює керування всіма клітинами організму по ефферентних шляхах відповідно до інформації, яку отримує від терморецепторних клітин організму по аференим (чутливим) шляхам. Центральна нервова система складається з головного і спинного мозку, які анатомічно і функціонально взаємопов'язані один з одним.

Спинні терморецепторні нейрони поширюють свою активність на регіони стовбура головного мозку, де вони впливають на

вегетативну контроль кровотоку і дихання, або на передній мозок, де їх діяльність призводить до відчуття.

Риби. У риб є шкіряні терморецептори; крім того, сейсмосенсорні системи і мозок також чутливі до температури. Акули і скати мають на поверхні голови ампули Лоренціні, які реагують серед різних подразників й на температуру.

Рептилії. Температурна рецепція добре розвинена у ямкоголових змій та у деяких удавів. Ямкоголова змія має специфічні ямки на голові, на дні кожної з яких знаходиться перетинка, що містить безліч нервових закінчень (Рис. 16.5).





Рис. 16.5. **Специфічні ямки на голові змії, на дні кожної з яких знаходиться перетинка, що містить безліч нервових закінчень**

Тварина здатна реагувати на зміни зовнішньої температури близько 0,003 ^{0}С; підвищення температури на 0,4 ^{0}С викликає збільшення частоти електричних імпульсів з 18 до 68 Гц. Крім того, змія здатна визначати напрямок до джерела тепла. Все це дає можливість їй знаходити в темряві здобич - теплокровну тварину, яка висилає інфрачервоне випромінювання в області 10 мкм; спектральна чутливість терморецепторів змії становить 0,5-15 мкм.

Комахи. Цвіркуни і багатоножки сприймають температуру повітря антенами, а грунту - лапками. Терморецептори знаходяться на антенах також у бджоли, сарани, клопа.

17. ЕЛЕКТРИКА

Електрика – розділ фізики, який вивчає сукупність явищ, зумовлених існуванням, рухом і взаємодією електрично заряджених тіл або частинок. Електрика ділиться на електростатику та електродинаміку.

Електростатика вивчає взаємодію нерухомих електричних зарядів.

Електродинаміка розглядає явища і процеси, зумовлені рухом електричних зарядів або заряджених тіл.

17.1. Електростатика

Особлива форма матерії, за допомогою якої здійснюється взаємодія між електрично зарядженими тілами, називається *електромагнітним полем*, яке складається з двох взаємозв'язаних полів – *електричного* і *магнітного*. Електричне поле нерухомих зарядів, що здійснює взаємодію між ними, називається *електростатичним полем*.

17.2. Електричний заряд. Властивості електричних зарядів

Електричний заряд – це джерело електромагнітного поля, що пов'язане з матеріальним носієм; це характеристика елементарної частинки, що визначає її електромагнітну взаємодію. Заряди умовно названо *позитивними* (наприклад, заряди, що виникають на склі, натертому шкірою) і *негативними* (заряди, що виникають на ебоніті або янтарі, натертими шерстю). Різнойменні заряди притягуються один до одного, однойменні – відштовхуються.

Електричний заряд має дискретний характер – існує мінімальний, неподільний елементарний електричний заряд q_0, якому кратні всі електричні заряди q тіл або частинок, тобто $q = \pm nq_0$, де $n = 1,2,3\ldots$, а $q_0 = 1{,}6\cdot 10^{-19}$ Кл – заряд електрона.

17.3. Закони електричного поля

Система тіл або частинок називається *електричною ізольованою системою*, якщо між нею і зовнішніми тілами відсутній обмін електричними зарядами.

Закон збереження заряду – *алгебраїчна сума електричних зарядів довільної замкнутої (електрично ізольованої) системи*

залишається незмінною, незважаючи на будь-які процеси, що відбуваються в цій системі:

$$q = q_1+q_2+...+q_n = \text{const.} \qquad (17.1)$$

<u>*Закон Кулона*</u> *– два точкових заряди q_1 і q_2 взаємодіють один з одним у вакуумі з силою F, величина якої пропорційна добутку зарядів і обернено пропорційна квадрату відстані між ними*:

$$F = \frac{|\ q_1 \cdot q_2\ |}{4\pi\varepsilon_0 r^2}, \qquad (17.2)$$

де ε_0 – електрична стала (ε_0 = 8,8542·10^{-12} Кл^2·Н$^{-1}$·м$^{-2}$ =8,8542·10^{-12} Ф ·м$^{-1}$).

Якщо заряди, які взаємодіють, знаходяться в однорідному діелектрику з діелектричною проникністю ε, то сила взаємодії зменшується в ε разів.

17.4. Напруженість електричного поля

Напруженість електричного поля – векторна величина $\vec{E}$, яка є основною кількісною характеристикою силової дії електричного поля; визначається відношенням сили $\vec{F}$, що діє з боку поля на точковий пробний електричний заряд q_0, розміщений у даній точці поля, до величини цього заряду:

$$\vec{E} = \frac{\vec{F}}{q_0}. \qquad (17.3)$$

Пробний електричний заряд має бути малим, щоб не спотворювати помітно поле, яке досліджується.

Точковим називають заряд, зосереджений на тілі, розміри якого є малими порівняно з відстанню до інших заряджених тіл, з якими він взаємодіє.

Одиниця вимірювання напруженості електричного поля – *Н/Кл.*

Розглянемо взаємодію довільного точкового заряду q з пробним точковим зарядом q_0. Між ними діятиме сила, що визначається за законом Кулона:

$$F = \frac{| q \cdot q_0 |}{4\pi\varepsilon\varepsilon_0 r^2}, \qquad (17.4)$$

звідки модуль вектора напруженості дорівнює:

$$E = \frac{F}{q_0} = \frac{| q |}{4\pi\varepsilon\varepsilon_0 r^2}. \qquad (17.5)$$

Приклад

Середня відстань між електроном і протоном атома водню становить $5{,}3\cdot10^{-11}$ м. Визначити модуль сили, з якою взаємодіють ці частинки.

Розв´язання

Використовуємо значення фізичних сталих (див. додаток), які разом з даними задачі підставляємо в рівняння (9.2):

$$F = \frac{q_1 \cdot q_2}{4\pi\varepsilon\varepsilon_0 r^2} =$$

$$=(1{,}60217733\cdot10^{-19}\text{ Кл})^2/(4\cdot3{,}14\cdot1\cdot 8{,}8542\cdot10^{-12}\text{ Кл}^2\cdot\text{Н}^{-1}\cdot\text{м}^{-2})\,(5{,}3\cdot10^{-11}\text{ м})^2 =$$

$$= 8{,}2\cdot10^{-8}\text{ Н}.$$

Графічно електричне поле зображують за допомогою *силових ліній* електричного поля – ліній, дотичні до яких в кожній точці збігаються з напрямком вектора напруженості електричного поля (рис. 17.1).

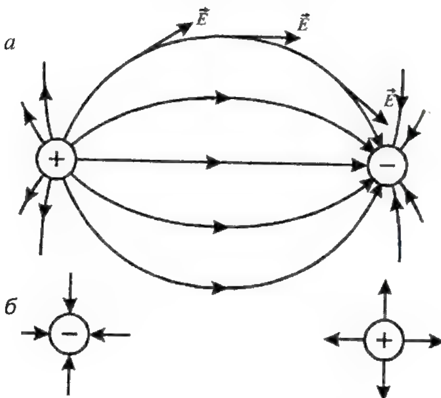


Рис 17.1. **Графічне зображення електричного поля**: *а* – між двома зарядами; *б* – поодиноких зарядів

Поле, напруженість якого в усіх точках однакова за модулем і напрямком, називають *однорідним електростатичним полем*; у протилежному випадку поле *неоднорідне* (рис. 17.2).

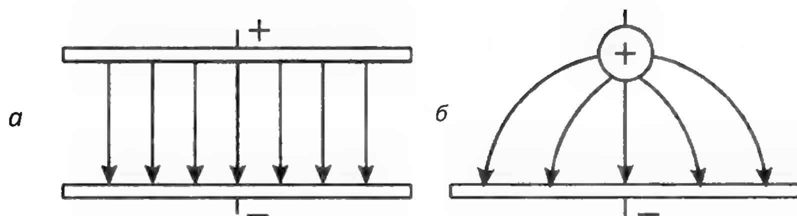


Рис.17.2. **Однорідне (*а*) та неоднорідне (*б*) електричні поля**

14.5. Рух зарядженої частинки в однорідному електричному полі

Якщо розмістити заряджену частинку q в електричному полі $\vec{E}$, на цей заряд буде діяти сила $q\vec{E}$. Другий закон Ньютона для такого заряду матиме вигляд:

$$\vec{F} = q\vec{E} = m\vec{a}, \tag{17.6}$$

де m – маса частинки.

Прискорення, яке набуває частинка під час свого руху в електричному полі, визначиться за виразом:

$$\vec{a} = \frac{q\vec{E}}{m}. \tag{17.7}$$

В однорідному полі частинка рухається з постійним прискоренням. Якщо заряд позитивний, частинка рухається у напрямку електричного поля; якщо негативний – у протилежному напрямку.

17.6. Осцилограф

Осцилограф – це електронний прилад, який використовується для спостереження функціонального зв´язку між двома чи більше електричними величинами. За допомогою осцилографа можна вивчати електричні сигнали, що швидко змінюються – потенціали дії та електричні імпульси, що генеруються та поширюються по рослинному організму. Основним компонентом осцилографа є *електронно-променева трубка (ЕПТ)*, яку показано на рис. 17.3.

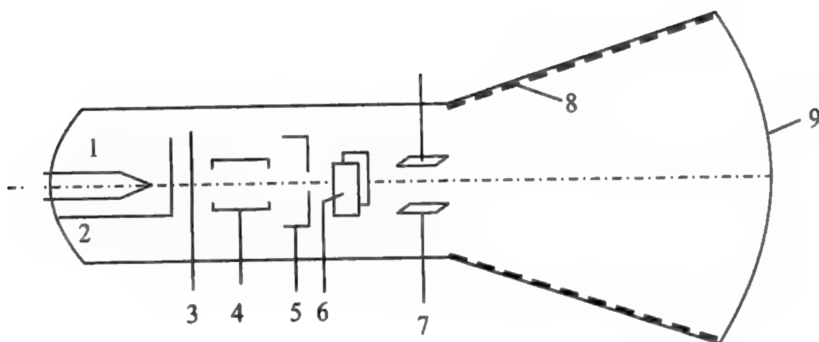


Рис. 17.3. **Електронно-променева трубка осцилографа**: 1 – нитка розжарювання, 2 – катод, 3 – діафрагма, 4 – фокусуючий анод, 5 – приско- рювальний анод, 6 – горизонтальні відхиляючі пластини, 7 – вертикаль-ні відхиляючі пластини, 8 – металеве покриття, 9 – екран, покритий флуоресціюючою речовиною

Принцип дії цієї трубки грунтується на використанні руху заряджених частинок (електронів) у вакуумі під впливом електричного поля. З поверхні катода ЕПТ внаслідок нагрівання до високої температури випромінюються електрони, які проходять через циліндричний *прискорювальний анод* за рахунок електричного поля, що утворюється між анодом та катодом. Комбінація катода та анода називається *електронною гарматою*. Далі електронний промінь проходить через дві пари відхиляючих пластин, одна з яких відхиляє промінь у вертикальному, а інша – у горизонтальному напрямках, після чого потрапляє на екран, покритий флуоресціюючою речовиною, яка світиться у разі попадання на неї електронного променя. На горизонтальні пластини подають напругу пилкоподібної форми, завдяки чому світлова точка на екрані рівномірно рухається по горизонталі, після чого раптово повертається у вихідне положення. Цей процес називають *горизонтальною розгорткою* променя. Якщо на вертикальні пластини подати напругу, яка досліджується, то промінь буде описувати на екрані залежність електричної напруги від часу.

17.7. Потенціал електростатичного поля

Розглянемо пробний точковий заряд q_0 в електричному полі, з боку якого на заряд діє сила:

$$\vec{F} = q_0\vec{E}, \qquad (17.8)$$

де $\vec{E}$ – напруженість електростатичного поля.

Робота, що виконується силою $\vec{F}$ щодо переміщення пробного точкового заряду q_0 на нескінченно мале переміщення *dx*, дорівнює:

$$dA = \vec{F}\cdot d\vec{x} = q_0\vec{E}\cdot d\vec{x}. \qquad (17.9)$$

Ця робота дорівнює спаду потенціальної енергії ΔU заряду q_0 у полі, що розглядається:

$$dA = -dU. \qquad (17.10)$$

Звідси:

$$dU = -q_0\vec{E}\cdot d\vec{x}. \qquad (17.11)$$

Для скінченних переміщень пробного точкового заряду від точки *A* до точки *B* зміна потенціальної енергії дорівнюватиме:

$$U = U_B - U_A = -q_0\int_A^B \vec{E}\cdot d\vec{x}. \qquad (17.12)$$

Останнє рівняння можна записати так:

$$\Delta\varphi = \varphi_B - \varphi_A = -\int_A^B \vec{E}\cdot d\vec{x}, \qquad (17.13)$$

де

$$\Delta\varphi = \varphi_B - \varphi_A = \frac{U_B}{q_0} - \frac{U_A}{q_0}. \qquad (17.14)$$

Величина, що дорівнює відношенню потенціальної енергії пробного позитивного електричного заряду, розміщеного в даній точці поля, до величини цього заряду, називається *потенціалом електростатичного поля*:

$$\varphi = \frac{U}{q_0}, \qquad (17.15)$$

де U – потенціальна енергія; q_0 – одиничний точковий електричний заряд.

Потенціал – це скалярна енергетична характеристика електростатичного поля.

Одиниця вимірювання потенціалу – *В*.

Таким чином, $\Delta\varphi$ за формулою (17.14) є *різниця потенціалів* між двома точками (A і B) електричного поля, яка вимірюється роботою, що здійснюється силами поля у разі переміщення одиничного позитивного заряду з точки з більшим потенціалом у точку з меншим потенціалом.

Зв'язок потенціалу з напруженістю електричного поля визначається так:

а) в однорідному електростатичному полі, направленому по осі x, напруженість електричного поля дорівнює відношенню різниці потенціалів $\Delta\varphi$ між двома точками, до відстані d між цими точками:

$$E = -\frac{\Delta\varphi}{d}, \qquad (17.16)$$

де знак мінус свідчить, що вектор напруженості направлений протилежно зростанню потенціалу;

б) в неоднорідному полі напруженість електричного поля дорівнює за величиною і протилежна за напрямком градієнту потенціалу:

$$E = -\frac{d\varphi}{dx}. \qquad (17.17)$$

У кожній точці поля проекції вектора $\vec{E}$ на осі декартової системи координат пов'язані з частинними похідними від потенціалу за цими координатами співвідношеннями:

$$E_x = -\frac{\partial\varphi}{\partial x}, E_y = -\frac{\partial\varphi}{\partial y}, E_z = -\frac{\partial\varphi}{\partial z}. \qquad (17.18)$$

Останні формули свідчать, що одиницею вимірювання напруженості може бути *В/м*.

Геометричне місце точок електростатичного поля, в яких значення потенціалу однакові, називається *еквіпотенціальною поверхнею*.

Силові лінії електричного поля перпендикулярні еквіпотенціальним поверхням.

Приклад

Протон рухається вздовж силової лінії електричного поля, що утворюється між двома паралельними пластинами. Знайти різницю потенціалів між двома точками *A* і *B* на траєкторії руху протона, якщо напруженість електричного поля $8\cdot10^4$ В·м$^{-1}$, а відстань між точками *A* і *B* дорівнює 0,5 м.

Розв´язання

Використовуємо рівняння (9.25), в яке підставляємо числові значення:

$$\Delta\varphi = \varphi_B - \varphi_A = -\int_A^B \vec{E}\cdot d\vec{x} = -E\cdot x = -(8\cdot10^4\ \text{В·м}^{-1})(0,5\ \text{м}) = -4\cdot10^4\ \text{В}.$$

Знак "мінус" свідчить, що електричний потенціал зменшується від точки *A* до точки *B*.

Контрольне завдання

Використовуючи дані попередньої задачі, визначити зміну потенціальної енергії протона протягом його руху.

Відповідь: $-6,4\cdot10^{-15}$ Дж.

17.8. Провідники в електростатичному полі

Провідники – це речовини, в яких електричні заряди вільно рухаються (на відміну від *ізоляторів*, де такий рух не має місця). Як приклади провідників можна навести мідь, алюміній, срібло, тоді як скло, гума – ізолятори.

17.9. Діелектрики в електростатичному полі

Діелектрики – це речовини, які відносно погано проводять електричний струм (порівняно з провідниками).

17.1.10. Електрична ємність

Розглянемо окремий провідник, який віддалений від інших провідників, тіл та зарядів. В електростатичному полі всі точки поверхні провідника мають однаковий потенціал φ, який пропорційний заряду q провідника, тобто співвідношення q/φ не залежить від q. Це дає можливість ввести поняття *електричної ємності* окремого провідника, яка дорівнює відношенню заряду q провідника до його потенціалу φ, тобто $C = q/\varphi$. Це поняття можна віднести також до системи провідників, зокрема двох провідників, розділених тонким шаром діелектрика – таку систему двох провідників називають *конденсатором.* Електрична ємність

конденсатора визначається як $C = q/(\varphi_1 - \varphi_2)$, де q – заряд однієї обкладки; $\varphi_1 - \varphi_2$ – різниця потенціалів між обклад-ками.
Одиниця вимірювання електричної ємності – *фарад* [1Ф = 1Кл/В].
Електрична ємність плоского конденсатора визначається за виразом:

$$C = \frac{\varepsilon\varepsilon_0 S}{d}, \qquad (17.19)$$

де ε – діелектрична проникність середовища між обкладинками конденсатора; ε_0 – електрична стала (8,854187817·10^{-12} Кл^2/Н·м^2); S – площа обкладки; d – відстань між обкладинками.

Приклад

Площа обкладки плоского конденсатора дорівнює S = 3 см^2, а відстань між обкладками d = 1,5 мм. Визначити електричну ємність C конденсатора, пластини якого знаходяться у повітрі.

Розв´язання

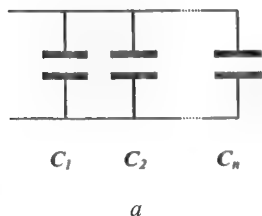
Підставляємо числові значення у формулу (9.33):
C = (1,00059·8,85·10^{-12} Кл^2/Н·м^2)(3·10^{-4} м^2)/(1,5·10^{-3} м) = 1,77·10^{-12} Ф = 1,77 пФ.

Контрольне завдання

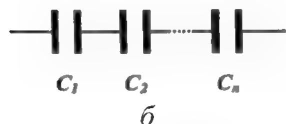
Визначити електричну ємність плоского конденсатора, обкладки якого площею 4 см^2 розділені паперовим шаром товщиною 1 мм.

Відповідь: 13,1 пФ.

За паралельного з´єднання конденсаторів загальна електрична ємність дорівнює сумі електричних ємностей окремих конденсаторів (рис.17.4, *а*):



а



б

Рис. 17.4. **З'єднання конденсаторів**: *а* – паралельне; *б* – послідовне

$$C = C_1 + C_2 + \ldots C_n. \qquad (17.20)$$

За послідовного з′єднання конденсаторів величина, обернена загальній електричній ємності, дорівнює сумі обернених величин електричних ємностей окремих конденсаторів (рис. 17.4, *б*):

$$\frac{1}{C} = \frac{1}{C_1} + \frac{1}{C_2} \ldots + \frac{1}{C_n}. \qquad (17.21)$$

Енергія зарядженого конденсатора визначається за виразом:

$$E_к = \frac{CU^2}{2} = \frac{qU}{2} = \frac{q^2}{2C}, \qquad (17.22)$$

де $U = \varphi_1 - \varphi_2$ – різниця потенціалів між обкладинками.

Контрольне завдання

Визначити загальну електричну ємність для з′єднання конденсаторів, що наведено на рис. 17.5.

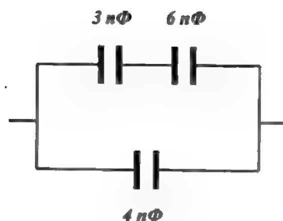


Рис. 17.5. **Схема для визначення загальної електричної ємності для з'єднання**

17.2. ЕЛЕКТРОДИНАМІКА

17.2.1. Електричний струм

Електричний струм – це впорядкований (направлений) рух електричних заряджених частинок або заряджених макроскопічних тіл.

За напрямок електричного струму прийнятий напрямок руху позитивних зарядів. *Силою струму I* називається скалярна величина, що дорівнює відношенню заряду *dq*, перенесеного через поперечний переріз провідника за малий проміжок часу *dt*, до значення цього інтервалу:

$$I = \frac{dq}{dt}. \qquad (17.23)$$

Одиниця вимірювання сили струму – *ампер (А)* .

Постійним називають струм, сила якого з часом не змінюється:

$$I = \frac{q}{t}. \tag{17.24}$$

Густина струму $\vec{j}$ – це векторна характеристика струму, яка дорівнює за модулем електричному заряду, що проходить за одиницю часу через одиничну площу, перпендикулярну впорядкованому руху заряджених частинок.
Густина струму $\vec{j}$ визначається так:

$$\vec{j} = nq\langle \vec{\upsilon} \rangle, \tag{17.25}$$

де n – концентрація носіїв зарядів (заряджених частинок), що рухаються; q – заряд однієї частинки; $\langle \vec{\upsilon} \rangle$ – середня швидкість упорядкованого руху заряджених частинок.

У разі рівномірного розподілу густини електричного струму по перерізу провідника величина густини сили струму визначається за виразом:

$$j = \frac{I}{S}, \tag{17.26}$$

де I – сила струму; S – площа поперечного перерізу провідника.
Одиниця вимірювання густини струму – $А/м^2$.

17.2.2. Електричне коло

Замкнуте коло складається з джерела струму, з'єднувальних провідників, по яких переміщуються носії струму – електрони, і споживачів струму (рис.17.6).

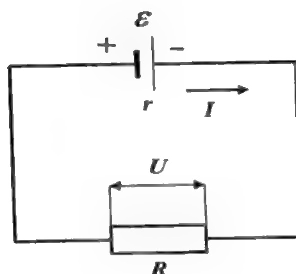


Рис. 17.6. **Замкнуте коло складається із джерела струму, з'єднувальних провідників, по яких переміщуються носії струму – електрони, і споживачів струму**

Джерело струму – пристрій, в якому заряди переміщуються від одного полюса до іншого в напрямку, протилежному напрямку електричного поля. Ці переміщення виконуються під впливом сторонніх сил.

Електрорушійна сила (е.р.с.) ε – фізична величина, що характеризує дію сторонніх сил у джерелах струму; вона дорівнює відношенню роботи A сторонніх сил з переміщення позитивного заряду q вздовж кола до значення цього заряду:

$$\varepsilon = \frac{A}{q}. \qquad (17.27)$$

Одиниця вимірювання електрорушійної сили – *вольт (В)*.

Електрична напруга U між двома точками електричного кола або поля дорівнює роботі електричного поля щодо переміщення одиничного позитивного заряду з однієї точки в іншу.

Одиниця вимірювання напруги – *В*.

Електричний опір R – величина, що характеризує протидію провідника або електричного кола електричному струму. Електричний опір – це коефіцієнт пропорційності між електричним струмом та напругою в законі Ома (*див.* розділ 9.2.4).

Одиниця вимірювання електричного опору – *ом (Ом)*.

Електричний опір залежить від матеріалу провідника, довжини провідника, площі поперечного перерізу та від температури:

$$R = \rho\frac{l}{S}, \qquad (17.28)$$

де ρ – питомий опір (Ом·м); l – довжина; S – площа поперечного перерізу провідника.

Значення питомого опору деяких речовин наведено в табл. 17.1.

17.1. **Значення питомого опору деяких речовин за t 20 ^{0}C**

Речовина	Питомий опір ρ, Ом·м
Срібло	$1{,}59\cdot10^{-8}$
Мідь	$1{,}7\cdot10^{-8}$
Вольфрам	$5{,}6\cdot10^{-8}$
Ніхром	$1{,}5\cdot10^{-6}$
Графіт	$3{,}5\cdot10^{-5}$
Скло	10^{10}–10^{14}
Гума	10^{13}
Фарфор	10^{13}
Тефлон	10^{16}
Кварц	$75\cdot10^{16}$

Приклад

Визначити опір мідного провідника довжиною 20 см, площа поперечного перерізу якого дорівнює 10^{-4} м^2.

Розв´язання

Користуючись даними табл. 9.2 та формулою (9.38), знаходимо:
$R = (1{,}7\cdot10^{-8}$ Ом·м)(0,2 м)/(10^{-4} м^2) = $3{,}4\cdot10^{-5}$ Ом.

Контрольне завдання

Як зміниться опір провідника за умовами попередньої задачі, якщо мідь замінити ніхромом?

Залежність опору провідника від температури визначається за формулою:

$$R = R_0[1 + \alpha(T - T_0)], \qquad (17.29)$$

де R – опір провідника за деякої температури T; R_0 – опір провідника за температури $T_0 = 0^0$C (можна використовувати опорну температуру, наприклад, $T_0 = 20\ ^0$C); α – температурний коефіцієнт опору.

Приклад

Провідник терморезистора має опір 50 Ом за температури 0 ^{0}C і 71,5 Ом за температури 231,97 ^{0}C. Знайти R_0 і α провідника.

Розв´язання

Використовуємо рівняння (9.43), в яке підставляємо числові дані, що відповідають температурі 0 ^{0}C:

$$50 = R_0[1 + \alpha(0 - 0)] = R_0.$$

Звідси: $R_0 = 50$ Ом.

Підставляємо числові дані, що відповідають температурі 231,97 ^{0}C:

$$71{,}5 = R_0[1 + \alpha(231{,}97 - 0)] = 50\,(1 + \alpha\,231{,}97).$$

Звідси:

$$\alpha = (71{,}5 - 50)\ /\ 231{,}97\cdot50 = 1{,}85\cdot10^{-3}\ (^0\mathrm{C})^{-1}.$$

Контрольне завдання

За якої температури провідник за умовами попереднього завдання матиме опір 89 Ом?

Відповідь: 422 ^{0}C.

У разі послідовного з´єднання провідників загальний опір дорівнює сумі опорів окремих провідників (рис. 17.7, *а*):

$$R = R_1 + R_2 + \ldots R_n. \qquad (17.30)$$

У разі паралельного з′єднання провідників величина, обернена загальному опору, дорівнює сумі обернених величин опорів окремих провідників (рис. 17.7, *б*):

$$\frac{1}{R} = \frac{1}{R_1} + \frac{1}{R_2} ... + \frac{1}{R_n}. \qquad (17.31)$$

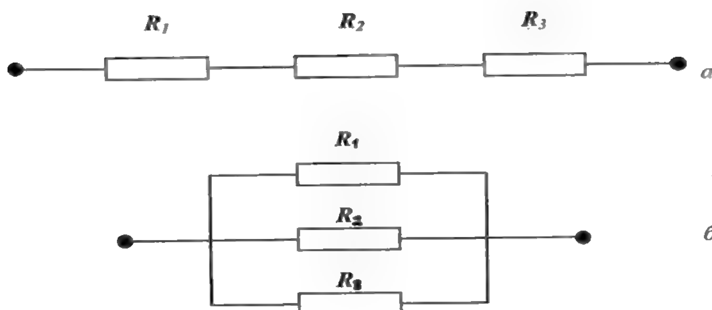


Рис. 17.7. **Послідовне** (*а*) **та паралельне** (*б*) **з'єднання провідників**

17.2.3. Аналоги опорів у рослинному організмі

Проходження водних чи газових потоків у рослинному організмі дуже зручно вивчати, використовуючи електричні аналогії. Розглянемо як приклад процес проходження водяної пари через поверхню листка. Вода може втрачатися через *продихи* або безпосередньо через воскоподібну поверхню – *кутикулу*. Продихи відкриваються або закриваються у відповідь на зовнішні чи внутрішні сигнали, регулюючи таким чином втрати води листком. Кутикула також зменшує втрати води. Отже продихи та кутикулу можна представити як два еквівалентних електричних провідника, з′єднаних паралельно (рис. 17.8). Загальний опір R такої системи провідників визначається так:

$$\frac{1}{R} = \frac{1}{R_{пр}} + \frac{1}{R_{кут}}, \qquad (17.32)$$

де $R_{пр}$ та $R_{кут}$ – опори продихів та кутикули відповідно.

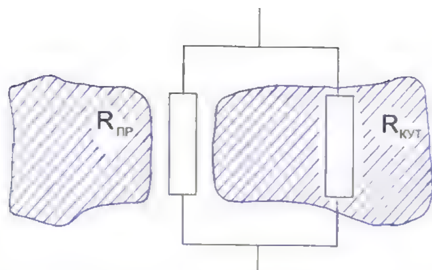


Рис. 17.8. **Загальний опір системи опорів продихів та кутикули**

У той же час, проходження водяної пари через продихи листка та граничний шар повітря можна представити як два послідовно з′єднаних провідника (рис. 17.9); загальний опір R такої системи провідників визначається так:

$$R = R_{пр} + R_{гр}. \qquad (17.33)$$

Проходження води по рослині можна описати послідовним з′єднан-ням трьох провідників (рис. 17.10), опори яких відповідають кореневій системі ($R_{кор}$), стеблині ($R_{ст}$) та листку ($R_{л}$):

$$R = R_{кор} + R_{ст} + R_{л}. \qquad (17.34)$$

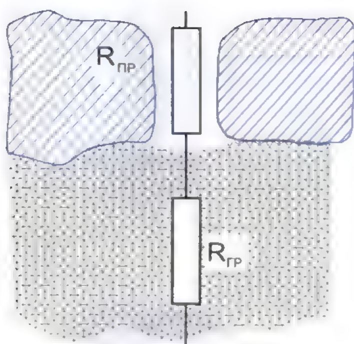
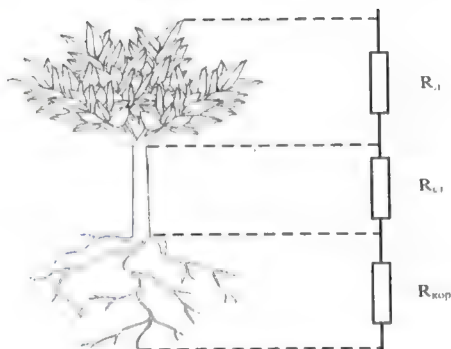


Рис.17.9. **Загальний опір системи опорів продихів та граничного шару повітря**


Рис. 17.10. **Проходження води по рослині можна описати послідовним з'єднанням трьох провідників, опори яких відповідають кореневій системі ($R_{кор}$), стеблині ($R_{ст}$) та листку ($R_{л}$)**

Функції електрорушійної сили можуть виконувати тиск водяної пари або концентрація газу, які забезпечують водні або газові потоки (електричний аналог – струм).

17.2.4. Закони постійного струму

<u>Закон Ома для ділянки кола</u> – сила струму I у провіднику прямо пропорційна напрузі U між двома фіксованими точками провідника та обернено пропорційна опору R провідника:

$$I = \frac{U}{R}. \qquad (17.35)$$

<u>Закон Ома для повного кола</u> – сила струму I у замкнутому колі прямо пропорційна електрорушійній силі джерела ε і обернено пропорційна сумі зовнішнього R та внутрішнього r опорів:

$$I = \varepsilon/(R + r). \qquad (17.36)$$

Контрольне завдання

Електричне коло характеризується електрорушійною силою джерела струму $\varepsilon = 12$ В, зовнішнім опором $R = 3$ Ом, внутрішнім опором $r = 0{,}05$ Ом. Визначити: а) силу струму; б) напругу; в) потужність, що розсіюється на зовнішньому опорі.

Відповіді: а) 3,93 А; б) 11,8 В; в) 46,3 Вт.

<u>Закон Джоуля–Ленца</u> – кількість теплоти Q, яка виділяється в провіднику у процесі проходження ним електричного струму, прямо пропорційна квадрату сили струму I^2, опору провідника R і часу t проходження струму:

$$Q = I^2Rt. \qquad (17.37)$$

Тут $I^2R = U^2/R = P$ – потужність електричного струму.

18. БІОЕЛЕКТРИКА

Біоелектрика – розділ біофізики, що вивчає електричні властивості клітин, тканин та органів, а також електричні явища, які відбуваються в них.

18.1. Функції біологічних мембран

Мембрани –це високоорганізовані клітинні структури, що відділяють клітину від зовнішнього середовища і беруть участь у формуванні численних внутрішньоклітинних органел. Мембрани виконують важливі функції, забезпечують цілісність клітини та її активність. Одним з призначень мембран є їх участь в утворенні ізольованих замкнених структур – відсіків. Крім того, мембрани характеризуються вибірковою проникністю; вони служать селективними бар'єрами як для самої клітини, так і для клітинних структур. Мембрана, що оточує клітину, називається *поверхневою мембраною* (клітинною мембраною, плазматичною мембраною, плазмалемою). Ця мембрана формує селективний бар'єр, який підтримує постійними різноманітні фізико-хімічні властивості клітини; через поверхневі мембрани здійснюється транспорт речовин і енергії між клітинами та її оточенням, а також процеси міжклітинної взаємодії.

18.2. Будова і склад біологічних мембран

Мембрани містять в основному ліпіди, білки та вуглеводи. Згідно з сучасними уявленнями, структура мембрани описується на основі *рідинно-мозаїчної моделі*, згідно з якою мембрана складається з бішару (подвійного шару) ліпідів. Мембранні ліпіди являють собою фосфоліпідні молекули, кожна з яких має *полярну гідрофільну головку* та *неполярний гідрофобний хвіст.* В ліпідний бішар занурені глобулярні білки (рис.18.1).

Ці білки, що вишикуються в бішарі і навіть перетинають його, називаються *інтегральними.* Перетинаючи бішар, інтегральні білки утворюють канал, через який можуть проходити іони. На поверхні ліпідного шару знаходиться *периферійні білки.*

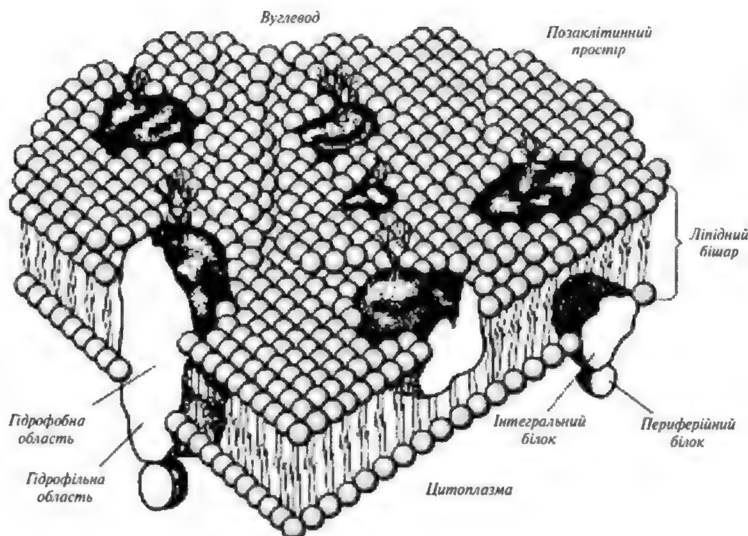


Рис.18.1. **Рідинно-мозаїчна модель мембрани, що складається з подвійного шару ліпідних молекул, інтегральних та периферійних білків**

18.3. Фізичні властивості мембран

Мембрани мають товщину близько 6-10 нм; в'язкість мембранної рідини становить 0,1-1,0 Па·с, коефіцієнт поверхневого натягу -10^{-3}-10^{-5} Н/м. Електричні властивості біологічних мембран характеризуються такими параметрами: ємність (на одиницю площі) C/S = 0,5-1,3 мкФ/·см^2; опір (на одиницю площі) R/S = 10^2-10^5 Ом/см; різниця потенціалів у стані спокою $\Delta\varphi$ = 60-90 мВ; напруженість електричного поля E = 10^6-10^7 В/м.

Розглянемо основні пасивні електричні властивості клітинних мембран, які обумовлені структурними особливостями. По-перше, ліпідний шар є непроникним для іонів, через що він спроможний розділяти заряди і виконувати функції *ємності*. По-друге, ліпідний шар оснащений іонними каналами, через які можуть проходити неорганічні іони.

18.4. Осмотичний тиск

Розглянемо штучну систему, в якій мембрана *M* розділяє два розчини з різною концентрацією (рис.18.2), причому концентрація розчина *II* перевищує концентрацію розчина *I*.

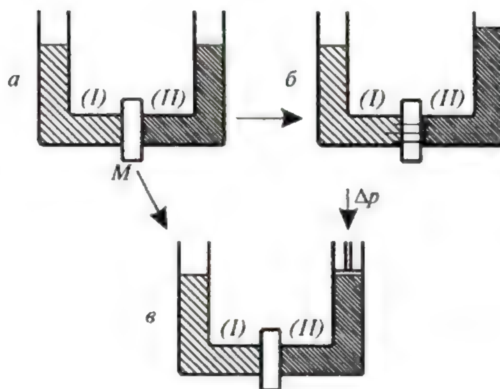


Рис. 18.2. **Мембрана, що розмежовує два розчини з різною концентрацією** (пояснення в тексті)

Мембрана характеризується напівпроникністю і пропускає розчинник, але не молекули розчиненої речовини. Внаслідок цього відбувається перенос води з лівої частини системи в праву, що супроводжується збільшенням об'єму рідини в правій частині і підніманням її рівня до тих пір, доки гідростатичний тиск *p* стовпчика води не стане протидіяти подальшому зростанню об'єму розчина. Гідростатичний тиск в цьому випадку відповідає *потенціальному осмотичному тиску,* який визначається за формулою:

$$p = \frac{\nu}{V} RTln\frac{C_1}{C_2}, \qquad (20.3)$$

де ν - кількість молей речовини в об'ємі розчину, V - об'єм, R - універсальна газова стала, T - абсолютна температура, C_1 і C_2 - концентрації речовини в відсіках *I* і *II*.

18.5. Мембранний транспорт

18.5.1. Електрохімічний потенціал

Розглянемо деяку ємність, розділену на два відсіки мембраною, яка проникна тільки для іонів калію. Якщо концентрація розчинів *KCl* в обох відсіках однакова, то кількість іонів K^+, що переходять з відсіку *I* у відсік *II* і навпаки, буде однаковою. Через це різниця потенціалів, що встановлюється на мембрані, дорівнює нулю (рис.18.3*а*).

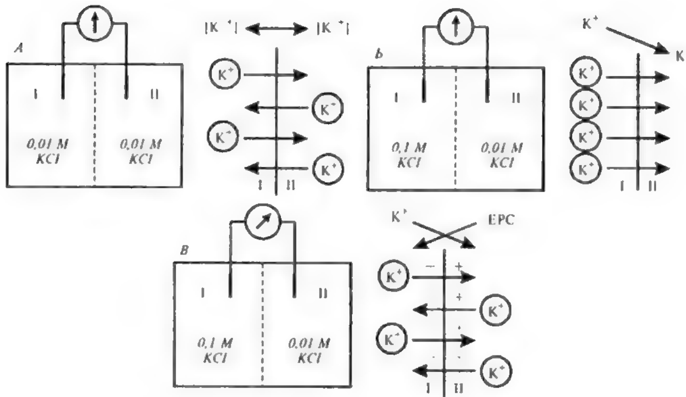


Рис.18.3. Електрохімічна рівновага: *А*. в обох відсіках однакова концентрація *KCl*; *Б*. збільшення концентрації *KCl* у відсіку I призводить до виникнення потоку іонів K^+ у розчин II, доки ЕРС не зрівноважить концентраційний градієнт; *В*. після досягнення рівноваги сумарний потік іонів K^+ через мембрану дорівнює нулю

Якщо концентрація розчину *KCl* у відсіку *I* перевищує концентрацію у відсіку *II*, буде мати місце дифузія іонів (рис.20.5*б*), внаслідок якої кількість позитивних зарядів у відсіку *II* збільшиться. Таким чином, на мембрані встановлюється різниця потенціалів (рис.5.11.*в*).

Отже, різниця концентрацій іонів K^+ між відсіками являє собою *концентраційний градієнт*, який призводить до дифузійного потоку іонів крізь мембрану з відсіку *I* у відсік *II*.

У той же час, накопичення позитивних електричних зарядів у відсіку *II* сприяє утворенню *електричного градієнта* (або електричної різниці потенціалів), який примушує іони K^+ рухатися в протилежному напрямку – з відсіку *II* у відсік *I*.

У цілому наявність концентраційного (хімічного) і електричного градієнтів зумовлює стан *електрохімічної рівноваги* іонів K^+. Різниця потенціалів, що виникає на мембрані за такого стану, називається *електрохімічним (рівноважним) потенціалом*.

Внутрішнє і зовнішнє середовища клітини характеризуються нерівномірним розподілом певних іонів. Так, основним іоном у зовнішньому середовищі клітини є натрій – його концентрація в зовнішньому середовищі клітини в 5–15 разів перевищує концентрацію у внутрішньому середовищі. Усередині клітини переважають іони калію, концентрація яких в 20–40 разів більша, ніж у зовнішньоклітинному середовищі. Крім того, клітинна мембрана характеризується селективною іонною проникністю, зумовленою наявністю іонних каналів. У стані спокою мембрана характеризується великою проникністю для іонів калію і незначною – для іонів натрію. Врешті-решт, на клітинній мембрані утворюється так званий *потенціал спокою*. Величина його коливається для різних клітин від –60 до –90 мВ. Про клітину у стані спокою кажуть, що вона *поляризована*.

Під час дії на мембрану зовнішнього стимулу (наприклад, механічної, хімічної або електричної природи) електричний баланс порушується, що супроводжується входом іонів натрію всередину клітини і виникненням швидкої зміни мембранного потенціалу. У той же час іони калію залишають клітину, хоча й не так швидко, як іони натрію. На мембрані встановлюється позитивний *потенціал дії* (близь-ко 20–30 мВ). Цей потенціал виникає не на всій мембрані, а лише в тій ділянці, до якої був прикладений зовнішній стимул. Процес збудження мембрани, що супроводжується появою потенціалу дії, називається *деполяризацією*. Мембрана повертається до первинного стану рівноваги, який характеризується блокуванням проходу іонів натрію всередину клітини. Цей процес транспорту іонів натрію назовні, що викликає поляризацію клітини, називається *реполяризацією*.

Основними властивостями потенціалу дії є: 1) типова величина амплітуди становить близько 130 мВ і не залежить від амплітуди зовнішнього стимулу; потенціал дії триває декілька мілісекунд (рис.18.4); 2) полярність потенціалу дії протилежна полярності потенціалу спокою; 3) під час деполяризації і на початку фази реполяризації відповідна ділянка мембрани тимчасово становиться незбуджуваною, несприйнятливою (*рефрактерною*); 4) потенціал дії поширюється по клітинній мембрані від місця збудження начебто біжуча хвиля зі швидкістю 50–150 м/с (для

хребетних). У випадку нервової клітини потенціал дії, що поширюється вздовж аксона, являє собою *нервовий імпульс*.

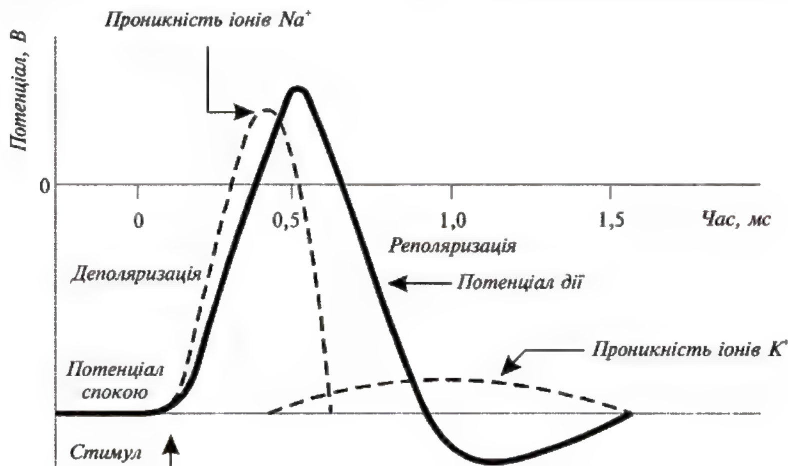


Рис. 18.4. **Утворення потенціалу дії: після прикладання стимулу відбувається швидке зростання проникності мембрани для іонів натрію і повільне – для іонів калію, внаслідок чого іони натрію входять у клітину, а іони калію виходять з неї, утворюючи результуючий потенціал**

Для клітинної мембрани, яка розділяє зовнішнє і внутрішнє середовища, процес появи потенціалу дії описується *рівнянням Нернста*:

$$\Delta\varphi = \varphi_e - \varphi_i = \frac{RT}{ZF}\ln\frac{C_i}{C_e}. \qquad (11.1)$$

де $\Delta\varphi = \varphi_e - \varphi_i$ – різниця потенціалів між зовнішнім та внутрішнім середовищами; R – універсальна газова стала; T – абсолютна температура; Z – валентність іонів; F – стала Фарадея; C_e – концентрація зовнішнього середовища; C_i – концентрація внутрішнього середовища.

Внутрішньо- та зовнішньоклітинні концентрації іонів для клітин деяких біологічних об'єктів наведено у табл. 18.1.

18.1. **Внутрішньо- та зовнішньоклітинні концентрації іонів**

Концентрація (ммоль/л)	Гігантський аксон кальмара	Кравецький м’яз жаби
Внутрішньоклітинне середовище C_i		
Na^+	78	13
K^+	392	138
Ca^{2+}	0,4	30
Mg^{2+}	11	16
Cl^-	104	2
Зовнішньоклітинне середовище C_o		
Na^+	462	108
K^+	22	2,5
Ca^{2+}	11	2
Mg^{2+}	56	1
Cl^-	286	

Звичайно різниця потенціалів між внутрішнім середовищем рослинної клітини та зовнішнім розчином, що омиває клітину, знаходяться в межах від –50 до –250 мВ (наприклад, різниця потенціалів для клітин кореневої системи *Pea sativum* та *Avena sativa* дорівнює –110 мВ та –84 мВ відповідно).

18.5.2. Види транспорту

Є такі типи транспорту (переносу) речовин крізь мембрани:

* *пасивний транспорт*, який викликається градієнтом хімічного потенціалу (для незаряджених молекул або частинок) або градієнтом електрохімічного потенціалу (для іонів або заряджених частинок); цей вид транспорту здійснюється завдяки *дифузії* через ліпідний бішар (переміщення молекул з області високої концентрації в область низької концентрації за рахунок самодовільного руху) або *полегшеної дифузії* (транспорту, що здійснюється за допомогою переносників або каналів) і не потребує затрат хімічної енергії;

* *активний транспорт* передбачає перенос незаряджених молекул або частинок та іонів проти градієнта хімічного або електрохімічного потенціалу. Цей вид транспорту пов’язаний з енергетичними затратами.

Якщо пасивний транспорт призводить до вирівнювання градієнтів, то активний транспорт відновлює ці градієнти. Транспортні системи, що утворюють необхідний концентраційний градієнт, називаються *насосами* або *АТФазами.*

Прикладом системи активного транспорту є Ca^{2+} *насос* (або Ca^{2+}-*АТФаза*), який являє собою фермент, локалізований в саркоплазматичному ретикулумі, що створює градієнт концентрації Ca^{2+} в м'язах (*див. розділ* 3.3) і активізує м'язове скорочення.

Транспорт Ca^{2+} відбувається завдяки гідролізу АТФ, під час якого виділяється достатньо енергії для переносу двох іонів Ca^{2+} .

Ще одним прикладом активного транспорту є робота Na^{+}-K^{+} *насоса*. Звичайно, в тваринній клітині має місце низька концентрація Na^{+} і висока - K^{+}. Енергія, необхідна для роботи цього насоса, також забезпечується молекулами АТФ. Транспорт іонів Na^{+} і K^{+} здійснюється спеціальними білками, які спроможні отримувати дві модифікації своєї форми (рис.18.5).

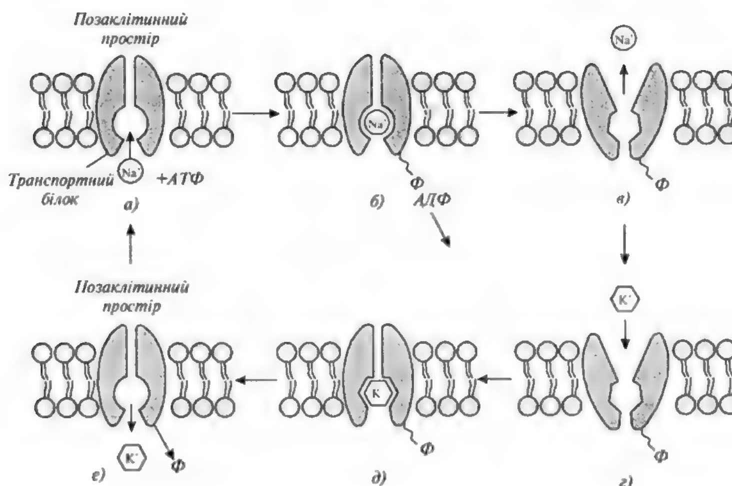


Рис. 18.5. **Модель роботи натрієво-калієвого насоса:** *а*) іон Na^{+} в цитоплазмі з'єднується з молекулою транспортного білка; *б*) реакція за участю АТФ, що супроводжується вивільненням АДФ; *в*) зміна конфігурації білка і вихід іона Na^{+} з клітини; *г*) перехід іона K^{+} із зовнішнього середовища в клітину; *д*) зв'язування іона K^{+} з транспортним білком; е) відщеплення фосфатної групи від білка, вивільнення іона K^{+} в цитоплазму і відновлення первинної конфігурації білка

Одна з них характеризується наявністю порожнини, в яку може війти іон Na^{+} з середини клітини. Друга модифікація має порожнину, відкриту для іона K^{+} і дефосфорилюється (залишок фосфорної кислоти відщеплюється від фосфоровмісних органічних сполук),

приймаючи первісну форму. Іон K^+, таким чином, потрапляє всередину клітини. Врешті решт, упоперек мембрани утворюються градієнти іонів Na^+ і K^+.

18.6. Електрична активність організму

18.6.1. Техніка вимірювання мембранних струмів

Іони, які пересуваються через мембрани, несуть електричний заряд, завдяки чому в мембрані утворюються електричні струми величиною порядка 10^{-12} А. Вимірювати ці струми можливо за допомогою мікроелектродів, виконаних з витягнутих тонких скляних трубок. Один з перших підходів до реалізації таких вимірювань передбачав безпосереднє занурення мікроелектрода в клітину (рис.18.6).



Рис.18.6. **Принцип кетч-клемп-методу реєстрації мембранних струмів** (пояснення в тексті)

Але така техніка могла застосовуватися лише до великих клітин; крім того, мікроелектрод перетинав і плазматичну, і вакуолярну мембрани, що ускладнювало процес вимірювань завдяки впливу струмів через обидві мембрани.

Ці проблеми були успішно розв'язані за допомогою *петч-клемп-методу*, який полягає в установленні тісного контакту відполіровуваного скляного мікроелектрода (мікропіпетки) діаметром 0,5-1 мкм з мембраною, що оточує ізольований протопласт (клітину, яка позбавлена клітинної оболонки). Такий

тісний контакт досягався завдяки легкому усмоктуванню. Назва цієї техніки походить від англійских слів “patch” – латка, пластир (невелика область в зоні контакта мікропіпетки з мембраною) та “clamp” – скріпляти. Вимірювання проводять або з прикріпленою цілою клітиною, або лише з тією її частиною, яка залишається в отворі мікропіпетки (рис.18.6). В останньом випадку латка розміщується в фізіологічному розчині, який оточує її зовні та подається через піпетку. Малі діаметри мікропіпетки дозволяють вимірювати струми через окремі іонні канали. Оскільки протопласт має сферичну форму, можна виміряти його об’єм і оцінити потік зарядів через одиницю площі мембрани. Ще одна перевага методу полягає в можливості відрізняти електричні події, що відбуваються на плазматичній і вакуолярній мембранах і контролювати склад зовнішнього і внутрішнього середовищ.

18.6.2. Електрична активність серця. Принципи електрокардіографії

Електрична активність серця може бути розглянута на основі уявлень про серце як *електричний диполь*, що знаходиться у провідному середовищі. Диполь являє собою пару різнойменних електрич-них зарядів, розділених певною відстанню. Дипольний електричний момент одиниці об’єму є векторною величиною.

У 1908 р. Ейнтховен запропонував розглядати серце як вектор, розміщений в рівнобічному трикутнику (ця пропозиція одержала назву *гіпотези Ейнтховена*). Проекції цього вектора на сторони трикутника відповідають різницям потенціалів, що реєструються між кінцівками (кожна така різниця потенціалів називається *відведенням*). Амплітуди і полярності проекцій цього вектора на сторони трикутника свідчать про стан роботи серця.

У нормі напрямок вектора коливається в секторі між 0 – $+90^0$ (рис.18.7,*а*); відхилення вектора в секторі 0 - -90^0 свідчить про зміщення анатомічної осі серця вліво (рис.18.7,*б*). Розташування вектора в секторі $+90–180^0$ відповідає можливим патологіям серця (рис.18.7,*в*). Процедура вивчення механізмів електричної активності серця, її характеристики в нормі і у разі патологічних процесів, а також техніка реєстрації електричної активності міокарда впродовж серцевого циклу називається *електрокардіографією*. Залежність елект-ричного потенціалу на поверхні тіла людини чи тварини від часу називається *електрокардіограмою (ЕКГ)*.

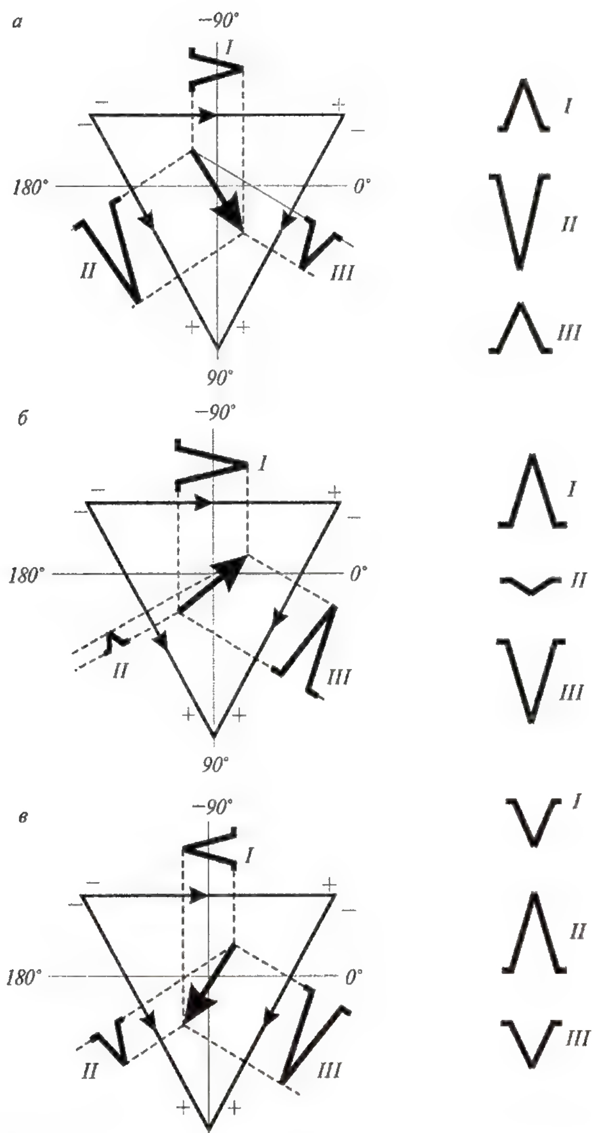


Рис. 18.7. **Напрямок вектора, що відповідає електричній осі серця в нормі (*а*), зміщений відносно анатомічної осі (*б*) і у разі патології (*в*)**

Звичайно, ці вимірювання проводять за допомогою трьох електродів, які розміщують на передніх та задніх кінцівках тварини (рис.18.8). Типову електрокардіограму наведено на рис.18.9.



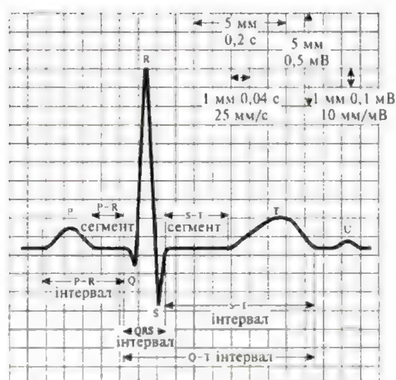


Рис18.8. **Вимірювання електрокардіограм у тварини за допомогою трьох електродів**

Рис. 18.9. **Структура електрокардіограми з позначенням максимумів (зубців) та часових інтервалів**

Приклади електрокардіограм, що відповідають *тахікардії* (збільшенню пульсу до 235 ударів за хвилину) і *брадикардії* (зменшенню пульсу до 55 ударів за хвилину) наведено на рис.18.10.

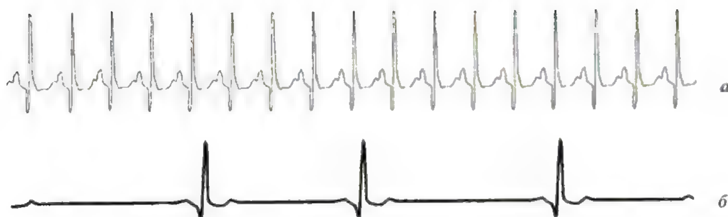


Рис.18.10. **Електрокардіограми, що відповідають**: *а* – тахікардії; *б* – брадикардії

18.6.3. Електрична активність мозку. Принципи електроенцефалографії

Процедура вивчення біоелектричних процесів, пов’язаних з виникненням активності в структурах мозку, з переходом їх від відносного спокою до активного або загальмованого стану з метою

дослідження функціонального стану головного мозку на основі реєстрації біопотенціалів, називається *електроенцефалографією.* Типова *електроенцефалограма (ЕЕГ)* являє собою комбінований ефект нейронних потенціалів, які фіксуються на значній ділянці кори головного мозку (Рис.18.11).

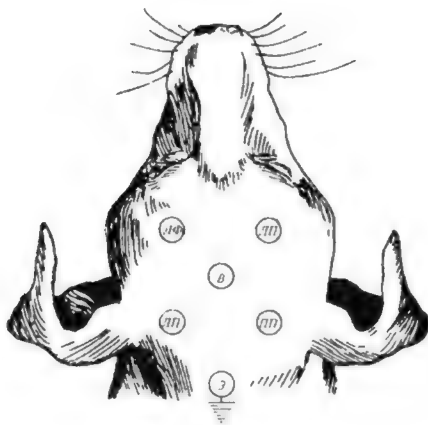


Рис.18.11**. Точки зондування під час реєстрації *ЕЕГ***: *ЛФ* – ліва фронтальна; *ПФ* – права фронтальна; *В* – верхівка; *ЛП* – ліва потилична; *ПП* – права потилична; З – заземлення

У процесі електроенцефалографії реєструють біоелектричні сигнали. Залежно від частоти f та амплітуди A цих сигналів розрізняють такі типи хвиль (Рис. 18.12): α-хвиля, f = 8–13 Гц, A = 100 мкВ, синусоїдальна форма; β-хвиля, f = 20-50 Гц, менша амплітуда, нерегулярна форма; γ-хвиля, f < 3,5 Гц; θ-хвиля, f = 3,5–8 Гц. Рівень шумів, які реєструються, дорівнює близько 2 мкВ. Датчиками електричних полів мозку є диски *Ag–AgCl*, кількість яких досягає близько двох десятків.

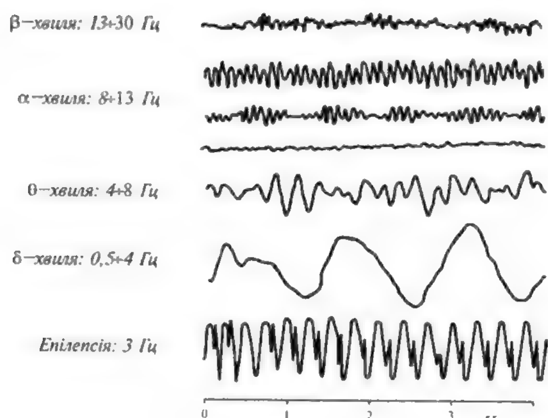


Рис. 18.12. **Приклади біоелектричних сигналів, зареєстрованих під час електроенцефалографії**

18.6.4. Принципи електроміографії

Техніка дослідження функціонального стану скелетних м'язів на основі реєстрації біоелектричних потенціалів називається *електроміографією*. Реєстрацію та аналіз *електроміограм (ЕМГ)* проводять за допомогою голчастих або поверхневих електродів, прикладених до м'яза, або занурених в нього. Оскільки м'яз складається з набору м'язових волокон, електроміограма являє собою суперпозицію окремих потенціалів дії, притаманних кожному волокну. Причому, всі ці потенціали відрізняються знаком, через що вони можуть або підсилюватися, або компенсувати один одного. Через це форма електроміограми має характер випадкового шумового сигналу, енергія якого залежить від м'язової активності та місця розташування електроду. Блок-схему системи, призначеної для реєстрації електроміограм (електроміографа), наведено на рис.18.13, а типові структури електроміограми, що реєструється голчастим електродом, – на рис.18.14 та поверхневим електродом – на рис.18.15. Електроміографія використовується для діагностики нервово-м'язових порушень та оцінки м'язової активності.

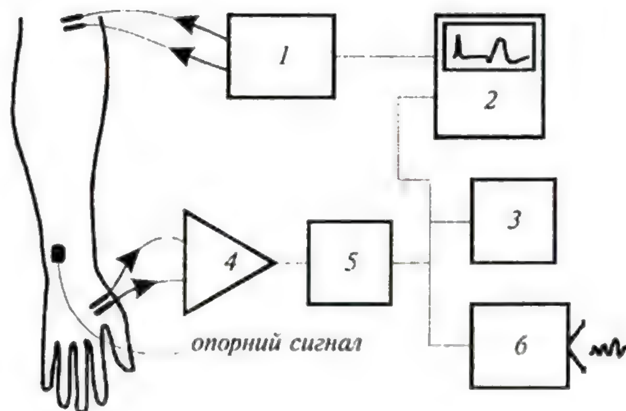


Рис.18.13. **Блок-схема електроміографа:** 1 — стимулятор; 2 — комп'ютер; 3 — принтер; 4 — попередній підсилювач; 5 — основний підсилювач; 6 — гучномовець

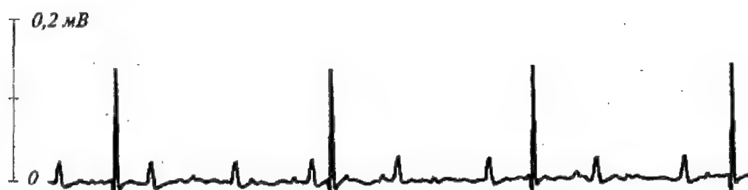


Рис. 18.14. **Електроміограма, зареєстрована за допомогою голчастого електрода**

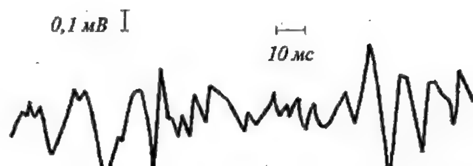


Рис. 18.15. **Електроміограма, зареєстрована за допомогою поверхневого електрода**

Електрогастрографією азивається техніка реєстрації потенціалів, викликаних перистальтичною (пов'язаною з ритмічними

скороченнями стінок) діяльністю шлунково-кишкового тракту.

Електроінтестинографія – вимірювання біопотенціалів кишечника з метою дослідження його моторної (рухової) діяльності.

Електроміомастикаціографія – одночасна графічна реєстрація біопотенціалів жувальних м'язів і рухів нижньої щелепи.

18.6.5. Утворення електричних полів рибами

Близько 300 видів риб здатні генерувати властні електричні поля – слабкі, напруженістю від кількасот мілівольт до декількох вольт, для електролокації і комунікації та сильні, напруженістю до кількасот вольт, для відлякування хижаків або оглушення жертви. Сильноелектричні види риб володіють спеціалізованими електричними органами, тоді як слабкоелектричні види мають морфологічно виражені тканини. Утворюються електричні поля за допомогою так званого *електричного органу*, який генерує електричні розряди. Складається електричний орган з клітин *електроцитів*, які з'єднані послідовно або паралельно. Форма, кількість та порядок розташування електроцитів залежить від виду. Так, електричний орган ската *Torpedo* містить 500-1000 з'єднаних паралельно стовпчиків електроцитів, по 1000 клітин в кожному стовпчику; діаметр клітин становить 5-7 мм, а товщина –10-30 мкм; ще один представник скатів, *Narcine,* має близько 400 стовпчиків з 300-500 клітин діаметром 2 мм і товщиною 7 мкм; крім основного органа є додатковий, що містить 10 стовпчиків по 200 клітин кожний (рис.18.16).

Електричний орган слабкоелектричних риб складається з електроцитів, які простягаються вздовж латерального пучка тіла риби (рис.18.17). Кількість електроцитів у електричного вугра *Electrophorus* досягає 6000. Електричні розряди риб характеризуються такими параметрами як інтенсивність (амплітуда), тривалість, хвильова форма, частота повторення. Величина цих параметрів залежить від вида та способу життя риби. Так, електричний вугор в в стані пошуку генерує імпульси напругою до 50 В, тривалість яких становить близько 2 мс, тоді як в момент виявлення здобичі він створює імпульси напругою 300-600 В тривалістю 0,6-2 с.

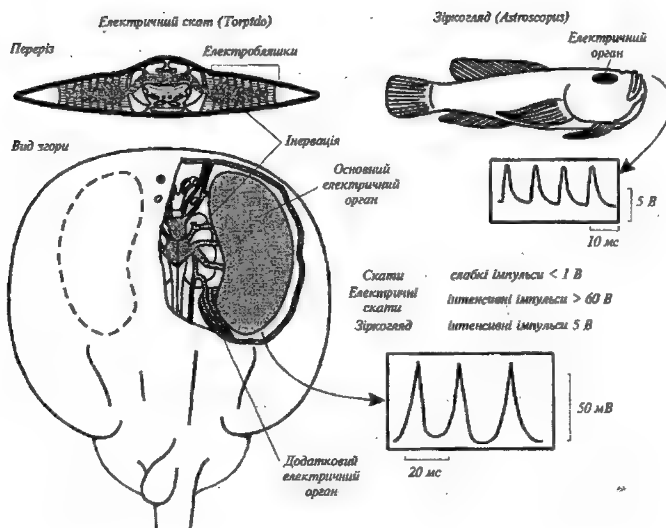


Рис. 18.16. **Електричні органи морських риб та структура електричних розрядів** [Willmer et al., 2000]

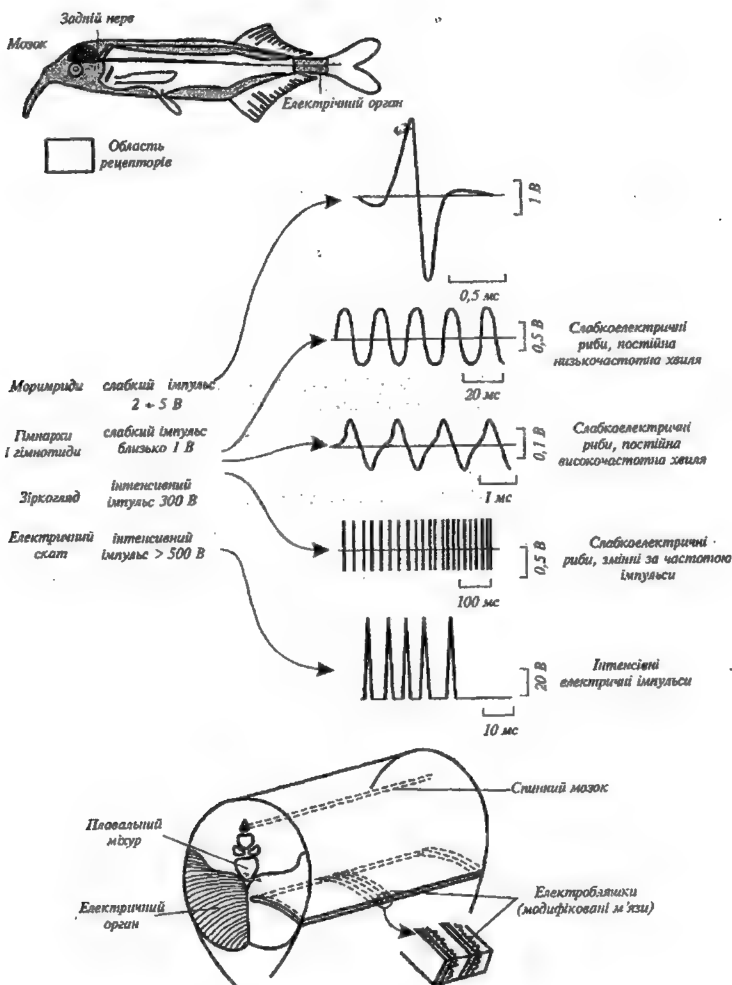


Рис. 18.17. **Електричні органи прісноводних риб та структура електричних розрядів** [Willmer et al., 2000]

Приклад

Викоритовуючи табл.20.1, визначити рівноважний натрієвий потенціал, що виникає в гигантсьскому аксоні кальмара.

Розв'язання

Рівноважний потенціал визначимо за допомогою рівняння Нернста (вираз (20.22)). Підставляємо в це рівняння числові дані, враховуючи, що *RT/F* = 25,3 мВ (див. Додаток):

$$\Delta\varphi = 23{,}3 \text{ мВ} \cdot \ln\frac{462}{78} = 45 \text{ мВ}.$$

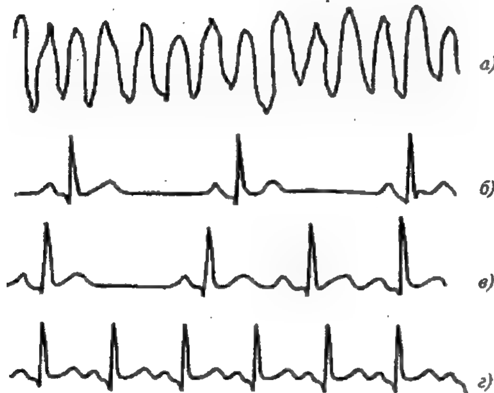
Контрольне завдання

Визначити потенціал рівноваги, що встановився на мембрані клітини кравецького м'яза жаби для іонів калію. Використовувати дані табл.20.1.

Відповідь: - 101,48 мВ.

Контрольне завдання

Знайдіть в електрокардіограмах, поданих на рис.20.33, приклади таких захворювань: *брадикардія, тахикардія, аритмія, шлуночкова фибриляція.*



КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Що таке біологічна мембрана? В чому полягають її функції?
2. Назвати основні типи біологічних мембран.
3. Пояснити суть рідинно-мозаїчної моделі мембрани.
4. Що таке дифузія? Від чого залежить коефіцієнт дифузії?
5. Що таке проникність мембрани?
6. Пояснити механізми виникнення осмотичного тиску.
7. Пояснити механізми виникнення різниці потенціалів на мембрані.
8. Записати рівняння Нернста.
9. Охарактеризувати потенціал спокою і потенціал дії.
10. Назвати основні типи транспорту речовин через мембрани.
11. Що таке ендоцитоз та екзоцитоз?
12. Як передається збудження від нервової клітини до м'язової?
13. Що складає суть електрокардіографії?
14. В чому полягає гіпотеза Ейнтховена?
15. Які типи хвиль можна реєструвати в процесі електроенцефалографії?
16. В чому полягає суть електроміографії?
17. Пояснити суть петч-клемп-методу та його переваги.

19. ЕЛЕКТРОБІОЛОГІЯ

Електробіологія – це розділ біофізики, який вивчає механізми впливу електричних струмів та полів на живі організми, а також реакцію цих оганізмів на зовнішні електричні фактори (електрорецепцію).

19.1. Природні електричні поля

Електричні струми, які течуть у поверхні земної кори, називаються *телуричними* (земними) струмами. Головною причиною їх утворення вважають зміну інтенсивності сонячного випромінювання, що створює в атмосфері, гідросфері та літосфері змінне електромагнітне поле. Телуричні струми захоплюють великі ділянки земної кори і океанської товщі. Оскільки морська вода є хорошим провідником, густина морських струмів в сотні разів більше сухопутних. У великомасштабних океанських течіях електричні поля досягають десятків мкВ / м [Сочельников В. В. 1979].

19.2. Вплив електричних полів на живі організми

Морські тварини. Личинки американського вутра (*Anguilla rostrata*) мігрують з районів нересту в Саргасовому морі до північноамериканського узбережжя Атлантичного океану на відстань близько 1000 км.

Європейський вугор (*Anguilla anguilla*) мешкає в річках (наприклад, в Італії), потім пливе в море. У віці приблизно шести років вугри пливуть через Атлантичний океан, покриваючи відстань в 6400 км, щоб досягти через 4-7 місяців Саргасове море. Тут в глибоких, теплих водах вугри метають ікру. Мальки вугрів уносяться Гольфстрімом, що дає їм можливість через три роки перетворюються на молодих вугрів. Тут вони піднімаються вгору по річках, де поступово дорослішають та їхній життєвий цикл повторюється.

Тихоокеанські лососі (*Oncorhynchus*) також беруть участь у міграції. Нерест лосося відбувається в прісних водах річок. Через рік сріблясті рибки, що виросли з малюків, залишають прісноводну водойму і йдуть відкриті води Тихого океану, багаті кормами, за сотні й тисячі кілометрів від гирла річок. Далі, через чотири роки, риби повертаються на нерест в ті ж місця, де з'явилися на світ. Механізми орієнтації лососів досі не вивчені. Вважається, що лососі орієнтується по запаху рідної річки при русі під час руху в

прибережжя, а у відкритому океані керуються сонцем і магнітним полем Землі.

Є гіпотеза [Лаздин и Протасов, 1977], яка припускає, що орієнтаційний механізм вугрів і тихоокеанських лососів заснований на використанні ними геоелектричних струмів, створюваних океанськими течіями. Вода, як середовище проживання риб, являє собою провідник, який рухається в магнітному полі Землі. Електрорушійна сила, що виникає в результаті індукції, прямо пропорційна напруженості магнітного поля Землі в даній точці океану та певній швидкості течії. У підсумку вугри і лососі стають вразливими до електричних струмів у воді, спрямованим перпендикулярно осі їх тіла. Так, чутливість вугра до щільності струму становить $0{,}167 \cdot 10^{-2}$ мкА/см^2, а тихоокеанських лососів – $0{,}15 \cdot 10^{-2}$ мкА/см^2. У той же час, густина геоелектричних струмів становить близько 0,0175 мкА/см^2.

Чутливість до електричних полів демонструють акули (*Prionace glauca*, *Mustelus canis*), скати (*Raja clavata*), зелені черепахи (*Chelonia mydas*) [Fisher and Slater, 2010]. Так, акулы и скаты, представители хрящевых рыб (Chondrichthyes), проявляют чрезвычайно высокую (для некоторых видов порядка 10^{-9} В/м) чувствительность к низкочастотным электрическим полям в частотном диапазоне 0,12-8 Гц. То же можно сказать о костистых рыбах, включая лососевых, хотя их чувствительность к электрическим полям на порядок ниже по сравнению с хрящевыми.

Бджоли. Коли бджоли вилітають з вулика у відкритий простір, вони стикаються з зарядженими частинками пилу або малими молекулами. В результаті цих зіткнень електрони залишають зовнішній покрив бджоли (кутикулу) і бджола здобуває позитивний заряд.

Є гіпотеза [Erickson and Buchmann, 1983], згідно з якою має місце можлива електростатична взаємодія між бджолами та квітами, які вони запилюють. Вважається, що деякі рослини за ясної теплої погоди мають негативний потенціал, який досягає максимуму у полудень. Бджола ж несе на собі електричний заряд, знак і величина якого залежать від відстані, яку вона пролітає, та активності сонячного випромінювання. Встановлено, що, залишаючи вулик вранці, бджола несе на собі негативний заряд, а при поверненні – позитивний

Бджоли є джерелами постійних і модульованих електричних полів при польоті, прогулянці, посадці і при виконанні танцю. При поверненні у вулик відбувається взаємодія позитивно заряджених бджіл з рештою таких же позитивно заряджених бджіл, що залишилися у вулику. Ця взаємодія є досить сильною [Greggers et al., 2013]. Низько- і високочастотні компоненти електричних полів, що створюються бджолами, котрі прилетіли, викликають реакцію антен бджіл у вулику, чим забезпечується комунікація комах.

Цілком ймовірно, що різноманітність зарядів бджоли та квітки може бути фактором, який стимулює відвідування бджолою квітів певних рослин.

Доведено [Clarke et al., 2013], що джмелі (*Bombus terrestris*) здатні відчути електричне поле, яке оточує квітку. Вони можуть навіть розрізняти поля, що створюються різними квітковими формами, або розпізнати квітку, яку нещодавно відвідали інші комахи.

Взаємодія кліща варроа з бджолою. Кліщ *Varroa Jacobsoni* є найсерйознішою загрозою здоров'ю та життю західноєвропейської медоносної бджоли. Варроа – паразит, який живиться бджолиної гемолімфою, а також служить переносником вірусних захворювань. Безсумнівний інтерес викликають результати дослідження реакції кліща *Varroa Jacobsoni* на електричні заряди [Colin et al., 1992]. Автори змогли оцінити власний електричний заряд кліщів, що досягає 1,3±4,8 пКл; до 41 % особин мали позитивний, а близько 12 % – негативний заряди. Серед можливих механізмів приваблювання кліщів до бджоли розглядаються кулонівська взаємодія протилежно заряджених тіл та здатність кліща реагувати на зовнішнє електричне поле, що генерується бджолою.

19.3. Електролікування тварин

Електролікування – це сукупність методів лікування, що базуються на використанні дозованої дії на організм електричних струмів, а також електричних та електромагнітних полів.

Розглянемо основні методи електролікування.

Гальванізація. Ця техніка передбачає використання постійних електричних полів шляхом прикладання електродів до тіла тварини. В цьому разі напруга становить близько 80 В, а сила струму – до 50 мА. Механізми дії пов'язані з перетворенням електричної енергії у

теплову за рахунок великого опору епідермісу; в цьому разі активізуються кровообіг і біохімічні процеси.

Лікарський електрофорез – метод електролікування, о полягає в комплексній дії на організм постійного струму і введених за його допомогою лікарських речовин. Лікарські речовини, які здатні дисоціювати в розчині на позитивні негативні іони, спрямовано переміщуються в полі постійного електричного струму і спроможні надходити в іонізованому стані в організм через шкіру або слизову оболонку. Одночасний вплив на організм постійного електричного поля і лікарської речовини сприяє більш ефективному використанню ліків. Слід зауважити, що традиційні засоби введення ліків (ін'єкції, інгаляції) обумовлюють надходження в організм лише 2-5% лікарської речовини.

Дарсонвалізація – застосування змінних (або імпульсних) струмів (сила струму дорівнює 10-20 мА) та високих значень напруги (до 20 кВ) і частоти (100-1000 кГц). Використання цієї техніки призводить до активізації кровоносних судин.

Франклінізація – метод, в основі якого лежить використання постійного електричного поля, що виникає під впливом високої (30-50 кВ) напруги, внаслідок чого утворюється своєрідний "електростатичний душ" для тварини. Механізми дії слід пов'язати з виникненням мікрострумів, зміною співвідношення іонів, аероіонізацією повітря.

Діатермія – метод, який полягає в дії на тіло тварини змінного електричного струму (сила струму 1-3 А, густина струму10 А/см^2) з високою (0,4-2,4 МГц, інколи 27 Мгц) частотою. Тварину розміщують між електродами, розмір і форма яких відповідають ділянці тіла, що лікується. Основні механізми дії – теплові, причому тепло проникає крізь жирову, м'язову та кісткову тканини. Діатермія характеризується десенсібілізуючою, спазмолітичною та болезаспокійливою дією. Якщо застосувати голковий електрод, то між ним і тканиною виникає електрична дуга, що призводить до нагрівання до 1000 ^{0}С. Така техніка, що називається *хірургічною діатермією,* дозволяє забезпечувати розрізання біологічних тканин та їх коагуляцію – укрупнення дрібних частинок, зокрема білків.

Кардіостимуляція – лікування порушень серцевого ритму шляхом впливу на міокард шлуночков електричних струмів сили і частоти. Відомо, що порогова чутливість живого організму до електричного струму становить близько 1 мА; збільшення сили струму на поверхні тіла до 70-100 мА може викликати

вентрикулярну фібриляцію – аритмію серця, яка характеризується хаотичним, розрізненим і різночасним скороченням окремих волокон шлуночків серця. Електричний струм силою в декілька ампер призводить до паралічу дихання і летального виходу. Але короткочасне застосування інтенсивного електричного струму зупиняє фібрилярні скорочення серця або передсердь з метою відновлення синусового ритму скорочень серця та ефективної скорочувальної діяльності шлуночків. Ця техніка називається *дефібриляцією.*

Електромагнітна терапія. Ця техніка передбачає застосування електромагнітних полів метрового (λ=10-1 м, f =30-300 МГц), дециметрового (λ=10-1 дм, f=300-3000 МГц), сантиметрового (λ=10-1 см, f=3-30 ГГц) та міліметрового (λ=10-1 мм, f =30-300 ГГц) діапазонів. Механізми дії електромагнітних полів метрового і дециметрового діапазонів слід пов'язати з переміщенням іонів під впливом поля і виникненням внутрішньотканинного тепла. Високочастотні коливання метрового діапазону характеризуються високою проникністю через кістковий мозок, суглоби, жирові прошарки; проникність коливань дециметрового діапазону становить 10-25 см. Механізми дії електромагнітних полів сантиметрового діапазону пояснюються поглинанням енергії тканинами, що містять воду, і перетворюванням цієї енергії у тепло. Глибина проникнення становить 3-5 см. Механізми впливу електромагнітних хвиль міліметрового діапазону на живий організм ще не вивчені досконало. Є гіпотези щодо резонансних ефектів, які полягають в реакції на зовнішні опромінювання міліметрового діапазону білкових молекул та нуклеїнових кислот, яким притаманні власні коливання саме у міліметровому діапазоні.

Електродерматометрія – вимірювання змін електричного опору шкіри у часі з метою досліження функціонального стану вегетативної нервової системи (що регулює діяльність внутрішніх органів, залоз, судин та гладких м'язів) і емоційної сфери.

Електроплетизмографія – дослідження кровонаповнення органа або ділянки тіла на основі реєстрації їх електричного опору або діелектричних властивостей, які змінюються в процесі кровообігу.

Електропунктура – метод рефлексотерапії, що базується на дії електричних імпульсів за допомогою спеціального електрода на біологічно активні точки, розміщених на поверхні тіла.

Електроімпедансна томографія – техніка утворення зображень розподілу електричного імпедансу по тілу пацієнта. Імпеданс – це комплексний опір, який чинить жива тканина змінному струму. В найпростішому випадку до тіла прикладають чотири електроди: через першу пару пропускають електричний струм, за допомогою другої пари реєструють напругу; співвідношення між струмом і напругою дає можливість оцінити імпеданс тканини. В реальній ситуації на тіло накладають 16 або 32 електроди для отримання тривимірних зображень. Отриману інформацію обробляють за допомогою Фур'є-аналізу. Слід зауважити, що ця техніка поки ще знаходиться в стадії експериментальних досліджень.

19.4. Електрорецепція

Процес отримання живим організмом через чутливі органи біологічно значущої інформації про природні електричні поля або поля біологічного походження називається *електрорецепцією.*

Електрорецепція виявлена у круглоротих, риб, деяких амфібій і ссавців; вона використовуэться для пошуків здобичі, уникнення хижаків, внутрішньовидової комунікації, розмноження, просторової орієнтації і навігації, попередження щодо природних явищ – землетрусів, штормів, ураганів тощо. Напруженість електричних полів, на які здатні реагувати тварини, становить від $5\cdot10^{-9}$ В/м до понад 10^{-4} В/м; частотний діапазон електричних полів змінюється від 0 до більше ніж 15 кГц для різних видів.

Ссавці. Серед 4,5 тисяч видів ссавців електрорецепція знайдена у качкодзьоба *Ornithorhynchus anatinus* та два види єхиднових (*Tachyglossidae*).

Дзьоб качкодзьоба покритий шкірою; в протоці шкіряної слизової залози дзьоба знаходяться електрорецептори. Слиз захищає електрорецепторні клітини від висихання під час виходу тварини на сушу, а в воді завдяки низькому опору забезпечує підведення електричного струму до рецепторних клітин. Електрочутливість качкодзьоба становить 50-80 мкВ/см. М'яка шкіра дзьоба багата нервовими закінченнями і це забезпечує не тільки високорозвинений дотик, необхідний для знаходження здобичі в мулі, але й для здійснення електрорецепціі. Електрорецептори качкодзьоба здатні визначати слабкі електричні поля, які виникають, наприклад, при скороченні мускулатури ракоподібних, що допомагає в пошуках жертви.

Качкодзьоб має майже 40 000 електрорецепторів, розташованих уздовж дзьоба.

Єхиднові належать до сімейства загону однопрохідних. Електрорецепцією володіють два види – довгоноса єхидна *Zaglossus bruijnii,* яка має 2000 електрорецепторів, та коротконоса єхидна *Tachyglossus Aculeatus*, у якій нараховується 400 електрорецепторів. Довгоноса єхидна мешкає у вологих тропічних лісах, де харчується дощовими хробаками, яких знаходить в опалому листі – середовищі, сприятливому для прийому електричних сигналів. Коротконоса єхидна полює на термітів і мурах, місця проживання яких характеризуються вологістю, що також дозволяє використовувати електрорецепцію [Augee et al., 2006].

Дельфины. У гвианских дельфинов (*Sotalia guianensis*) есть способность фиксировать слабые электросигналы за счет небольших углублений, находящихся на носу. Эти углубления остались от вибрисс, которые отмерли в ходе эолюции. Чувствительность этих электрорецепторов составляет 4,8 мкВ/см, что достаточно для для обнаружения мелких рыб. Если ультразвуковая эхолокация позволяет дельфинам определять положение объектов на дальнем расстоянии, то электрорецепция оказывается эффективной на неьольших расстояниях [Czech-Damal et al., 2012].

Риби. Ці мешканці водного середовища, яке характеризується високою електропровідністю, здатні створювати електричні поля й розпізнавати об’єкти, що знаходяться у воді (рис.19.1). Можна розділити риб на таких, які мають електрорецепторні системи і сприймають електричні поля, і таких, які їх не мають.

Електрочутливі риби застосовують *електролокацію* для знаходження об'єктів навколо них. Розрізняють два типи електролокації.

Активная эхолокация [Albert and Crampton,2006] предусматривает создание животным собственных электрических полей, с помощью которых анализируется окружающая среда. Появление искажений электрического поля позволяет судить о присутствии в среде объекта (рис.21.5).

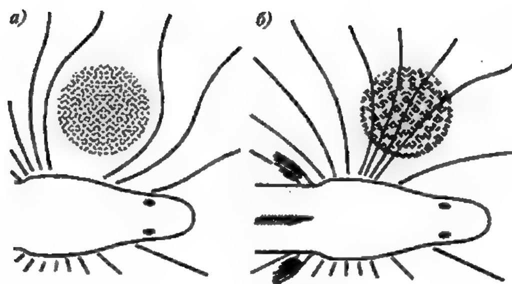


Рис.19.1. **Здатність риби (*Gymnarchus*) реєструвати наявність діелектрика (*а*) або провідника (*б*) у водному середовищі за допомогою електричного поля** [Lissman, 1963]

Такие электрические поля генерируются посредством специализированного электрического органа, состоящего из модифицированной мышцы или нервы. К рыбам, которые используют активную электролокацию, можно отнести слабоэлектрические виды, которые создают или электрическеи импульсы, или сигналы синусоидальной формы [Babineau et al., 2006]. Эти рыбы способны создать потенциал, не превышающий 1 вольт. Оценивание сопротивления или емкости объектов позволяет идентифицировать этот объект. Активная эхолокация основана на использовании бульбових електрорецепторів, которые чувствительны к сигналам частотою 20-20000 Гц. Богатый репертуар электрических сигналов в процессе активной электролокации позвояет определять местонахождение объектов, осуществлять социальную коммуникацию, предупреждать о потенциальных угрозах, распозновать половых партнеров, осуществлять видовую идентификации.

Пассивная электролокация основана на способности рыб улавливать слабые электрические поля, генерируемые другими рыбами, и определять их местоположение. Этот тип электролокации реализуется исключительно с помощью ампулярных электрорецепторов, которые чувствительны к сигналам частотою от одного до нескольких герц. Ампулярные электрорецепторы позволяю осуществлять навигацию в темноте или мутных средах.

Деякі види риб мають електрорецептори, що розташовані поблизу бокових сенсорних органів; такі електрорецептори називають *ампулами Леренціні.* Ці органи складаються з епідерміальної ампули, яка містить сенсорний епітелій і з'єднана з поверхнею тіла тонким каналом (рис.19.2,*а*). Канал заповнений мукополісахарідною желеподібною речовиною, що має високу електропровідність. Між основою та закінченням каналу виникає різниця потенціалів. *Ампулярний орган* відрізняється від ампули Лоренціні довжиною канала (рис.19.2,*б*).

Бульбовий орган позбавлений з'єднувального каналу (рис.19.2,*в*).

Електрорецепторні системи виявлені у сомових риб, акул і скатів. Мембрана електрорецепторної клітини спрямована до зовнішнього середовища і має менший електричний опір, ніж мембрана на базальному боці клітини. Струм, що входить в клітину ззовні, викликає деполяризацію мембрани, яка активізує кальцієві канали в цій частині клітини. Наслідком цього є збільшення частоти нервових імпульсів в сенсорному волокні, що зв'язане з рецептором.

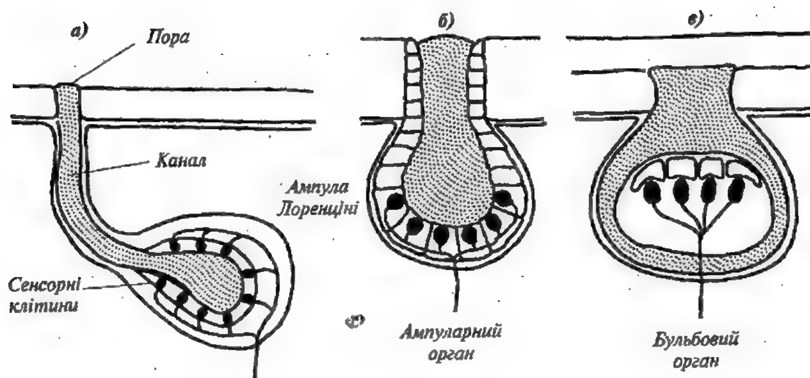


Рис.19.2. **Загальна структура електрорецепторних органів риб**

Чутливість риб, які мають електрорецептори, коливається від 0,01-0,02 мкВ/см у акул і скатів до 1-2 мкВ/см у гімнотидів та мормиридів.

Комахи. Хоча електрорецептори у комах поки ще не виявлені, можна стверджувати про універсальність механізмів сприймання ними електричних полів. Проаналізуємо існуючі припущення. Згідно з однією із гіпотез, у процесі електростатичної індукції у тканинах комах (які мають опір 10^2-10^3 Ом) відбувається перерозподіл зарядів. Електричні струми, які виникають при цьому, достатні для сприймання нервовою системою. Інша теорія припускає нагромадження на екзоскелеті комахи під час механічних взаємодій із навколишнім середовищем електричних зарядів; за рахунок електростатичної взаємодії, що виникає при цьому, можуть мати місце механічні деформації окремих структурних елементів. Так, антени бджоли притягуються до заряджених тіл, і вона вимушена відводити ці органи. Кут відхилення залежить від величини заряду. Під впливом електромагнітних полів антени здійснюють коливання, амплітуда яких залежить від параметрів поля.

Електричні поля викликають цілий ряд поведінкових реакцій також у мурашок, тарганів, комарів, мух [Jackson et al., 2011].

20. МАГНЕТИЗМ

Магнетизм – це розділ фізики, який вивчає взаємодію між електричними струмами, струмами і магнітами (тілами з магнітним моментом) та між магнітами, а також властивості речовин, в яких проявляється ця взаємодія.

20.1. Магнітне поле. Магнітна індукція

Магнітне поле – силове поле, яке діє на рухомі електричні заряди і намагнічені тіла. Магнітне поле характеризується вектором *магніт-ної індукції* $\vec{B}$. Магнітна індукція – це силова характеристика магніт-ного поля.

Одиниця вимірювання магнітної індукції – *тесла* [1Тл = 1 Н/А·м].

Для однорідного ізотропного середовища вектор магнітної індук-ції пов'язаний з вектором напруженості магнітного поля співвідношенням:

$$\vec{B} = \mu_0 \mu \vec{H}, \tag{20.1}$$

де $\vec{H}$ – напруженість магнітного поля; μ_0 – магнітна стала ($\mu_0 = 1,256 \cdot 10^{-6}$ Н·А$^{-2}$); μ – магнітна проникність середовища.

Одиниця вимірювання напруженості магнітного поля – *А/м*.

Зв'язок одиниць магнітної індукції та напруженості магнітного поля в системі СІ з одиницями інших систем такий:

1 Тл = 1 кг/А·с^2 = 10^4 Гс (гаус) = 10^9 γ; 1 Гс = 10^{-4} Тл; 1 γ = 10^{-9} Тл.
1 А/м = $4\pi \cdot 10^{-3}$ Е (ерстед); 1 Е = ($1/4\pi$)·10^3 А/м = 79,5775 А/м.

20.2. Сила Лоренца

Сила $\vec{F}_Л$, яка діє з боку магнітного поля на рухомі заряджені час-тинки, називається силою Лоренца. Вона підпорядковується таким закономірностям:

1) сила $\vec{F}_Л$ пропорційна заряду q і швидкості руху $\vec{\upsilon}$ частинки;

2) величина і напрямок сили $\vec{F}_Л$ залежить від величини і напрямку швидкості руху частинки та вектора магнітної індукції; 3) коли заряд-жена частинка рухається вздовж магнітного поля, сила $\vec{F}_Л$ дорівнює нулю; 4) якщо вектор швидкості утворює кут θ з напрямком вектора магнітної індукції, сила $\vec{F}_Л$ діє у напрямку, перпендикулярному

площині, що утворюється векторами $\vec{\upsilon}$ і $\vec{B}$; 5) напрямки сил $\vec{F}_Л$ з боку магнітного поля, що діють на позитивні і негативні заряди, протилежні; 6) якщо вектор швидкості утворює кут θ з напрямком вектора магнітної індукції, величина сили $\vec{F}_Л$ пропорційна $\sin\theta$.
У векторній формі сила Лоренца виражається такою формулою:

$$\vec{F}_Л = q\left[\vec{\upsilon} \times \vec{B}\right], \qquad (20.2)$$

де $\left[\vec{\upsilon} \times \vec{B}\right]$ – векторний добуток векторів $\vec{\upsilon}$ і $\vec{B}$.

Напрямок сили Лоренца визначається за <u>*правилом лівої руки*</u>*: якщо ліву руку розташувати так, щоб вектор магнітної індукції входив у долоню, а витягнуті чотири пальці збігалися з напрямком вектора швидкості, то відігнутий великий палець вкаже напрямок сили, що діє на* <u>*позитивний*</u> *заряд* (рис. 20.1).

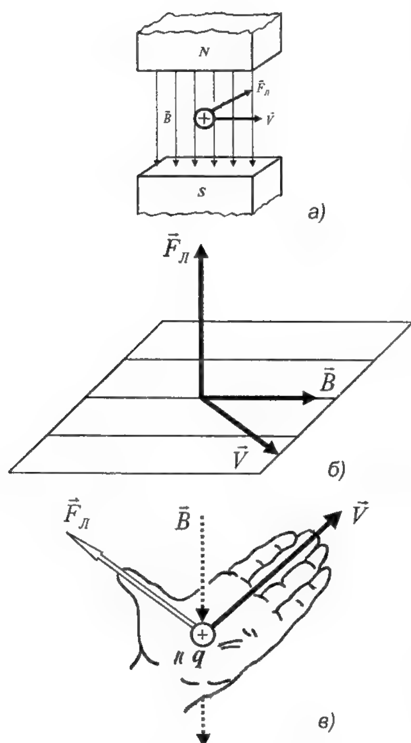


Рис. 20.1. **Сила Лоренца**

Приклад

Протон рухається зі швидкістю $8\cdot10^6$ м/с вздовж осі *X*. Він потрапляє в магнітне поле, магнітна індукція якого 2,5 Тл. Поле направлено під кутом 60^0 до осі *X* і лежить у площині *XУ*. Визначити силу Лоренца.

Розв´язання

Використовуємо табличні дані (*див. додаток*) і підставляємо числові значення у формулу (15.2):

$$F_Л = q\upsilon B\sin\alpha =$$
$$= (1{,}6\cdot10^{-19}\ Кл)(8\cdot10^6\ м\cdot с^{-1})(2{,}5\ Тл)(\sin60^0) =$$
$$= 2{,}77\cdot10^{-12}\ Н.$$

Контрольне завдання

Використовуючи дані попередньої задачі, визначити прискорення, з яким рухається протон у магнітному полі. Маса протона $1{,}67\cdot10^{-15}$ кг.

Відповідь: $1{,}66\cdot10^3$ м·с$^{-2}$.

Якщо на рухомий електричний заряд, крім магнітного поля з індукцією $\vec{B}$, діє також електричне поле напруженістю $\vec{E}$, то результуюча сила $\vec{F}_M$, прикладена до заряду, дорівнюватиме векторній сумі сили, що діє з боку електричного поля, і сили Лоренца (рис. 20.2):

$$\vec{F}_Л = q\vec{E} + q\left[\vec{\upsilon} \times \vec{B}\right]. \qquad (20.3)$$

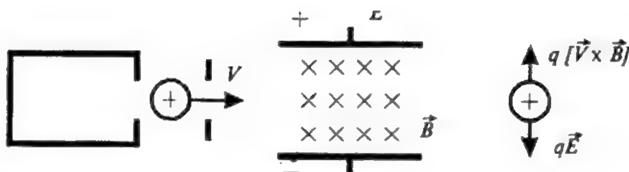


Рис. 20.2. **Дія електричного та магнітного полів на електричний заряд, що рухається**

Саме рухом заряджених космічних частинок через магнітне поле Землі та їх зіткненням з атомами атмосфери можна пояснити виникнення північного сяйва.

20.3. Закон Ампера

Дія магнітного поля на електричний струм визначається *законом Ампера – сила, з якою магнітне поле діє на елемент провідника зі струмом, що знаходиться в магнітному полі, прямо пропорційна силі струму у провіднику і векторному добутку елемента довжини провідника на магнітну індукцію:*

$$d\vec{F} = I\left[d\vec{l} \times \vec{B}\right], \qquad (20.4)$$

де $d\vec{F}$ – сила, з якою магнітне поле діє на елемент провідника; I – сила струму у провіднику; $d\vec{l}$ – вектор елемента провідника, проведений у напрямку електричного струму; $\vec{B}$ – магнітна індукція.

Напрямок дії сили Ампера можна знайти за *правилом лівої руки*: *якщо ліву руку розташувати так, щоб вектор магнітної індукції входив у долоню, а витягнуті чотири пальці збігалися з напрямком*

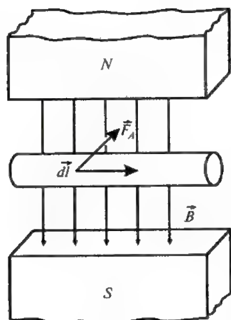


Рис. 20.3. **Сила Ампера**

струму, то відігнутий великий палець вкаже напрямок сил, що діють на провідник з боку поля (рис. 20.3).

Модуль сили Ампера визначається за формулою:

$$dF = IBdl\sin\alpha, \qquad (20.5)$$

де α – кут між векторами $d\vec{l}$ і $\vec{B}$.

Контрольне завдання

Визначити величину сили Ампера, якщо сила струму в провіднику довжиною 1 см дорівнює 2 А, а магнітна індукція – $3{\cdot}10^{-5}$ Тл.

Відповідь: $6{\cdot}10^{-7}$ Н.

20.4. Ефект Холла

Ефект Холла полягає у виникненні різниці потенціалів $\Delta\varphi$, яка ви-никає у провіднику зі струмом, розміщеним у магнітному полі. Ця різ-ниця потенціалів утворюється перпендикулярно до напрямків електричного струму і магнітного поля (рис. 20.4) та визначається за формулою:

$$\Delta\varphi = R_x \frac{I \cdot B}{d}, \qquad (20.14)$$

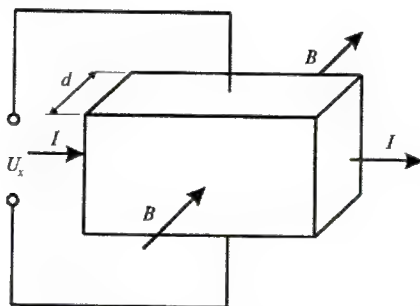


Рис. 20.4. **Ефект Холла**: I – електричний струм; B – магнітна індукція; U_x – різниця потенціалів; d – товщина кристалу

де I – електричний струм; B – магніт-на індукція; d – товщина провідника; R_x – стала Холла.

Ефект Холла застосовується для оцінки домішок у напівпровідниках, для вимірювання напруженості магніт-ного поля, реєстрації біомагнітних полів.

Контрольне завдання

Визначити різницю потенціалів, що виникає внаслідок ефекту Холла у мідному провіднику товщиною 0,1 см під час проходження струму 5 А, якщо стала Холла становить $7{,}4{\cdot}10^{-11}$ м$^3{\cdot}$Кл$^{-1}$, магнітна індукція дорівнює 1,2 Тл.

Відповідь: 0,444 мкВ.

20.5. Магнітні властивості речовини

Під час руху електронів в атомі по орбіті утворюються замкнуті орбітальні струми, які викликають власні магнітні поля. Якщо зовнішнє магнітне поле відсутнє, ці власні магнітні поля орієнтовані хаотично і загальне внутрішнє магнітне поле речовини дорівнює нулю (рис.20.5,*а*). Якщо прикласти до речовини зовнішнє магнітне поле, то в речовині створюється внутрішнє магнітне поле. Будь-яка речовина, яка здатна намагнічуватися під впливом магнітного поля, називається *магнетиком*. Речовини, які намагнічуються в зовнішньому магнітному полі у напрямку, протилежному напрямку вектора магнітної індукції поля, називаються *діамагнетиками* (рис.20.5,*б*); речовини, які намагнічуються в зовнішньому магнітному полі у напрямку вектора магнітної індукції, називаються *парамагнетиками* (рис. 20.5, *в*). Вектор магнітної індукції результуючого магнітного поля $\vec{B}$ у магнетику дорівнює векторній сумі магнітних індукцій зовнішнього поля $\vec{B}_0$ та власного магнітного поля магнетика $\vec{B}_\Sigma$, яке утворюється мікрострумами:

$$\vec{B} = \vec{B}_0 + \vec{B}_\Sigma . \qquad (20.19)$$

Останній вираз можна представити так:

$$\vec{B} = \mu_0 \vec{H} + \mu_0 \chi \vec{H} = \mu_0 (1+\chi)\vec{H} , \qquad (20.20)$$

де χ – магнітна сприйнятливість.

Для діамагнетиків $\chi < 0$, для парамагнетиків $\chi > 0$. Типові значення магнітної сприйнятливості для діамагнетиків та парамагнетиків наведено у табл. 20.1.

20.1.**Типові значення магнітної сприйнятливості χ для діамагнетиків, парамагнетиків за температури 300 К**

Діамагнетики	Магнітна сприйнятливість χ	Парамагнетики	Магнітна сприйнятливість χ
Вісмут	–1,66·10-5	Алюміній	2,3·10-5
Мідь	–9,8·10-6	Хром	2,7·10-4
Золото	–3,6·10-5	Магній	1,2·10-5
Ртуть	–2,9·10-5	Платина	2,9·10-4
Срібло	–2,6·10-5	Вольфрам	6,8·10-5

Крім розглянутих двох класів речовин, є ще й *феромагнетики* – речовини, в яких магнітне поле за намагнічування в тисячі разів біль-ше, ніж зовнішнє магнітне поле, яке його утворило. До цих речовин можна віднести залізо, кобальт, нікель, гадоліній, деякі сплави. Магнітна сприйнятливість феромагнетиків становить від кількох десятків до багатьох тисяч одиниць. Окрім того, намагніченість феромагнетиків зберігається і після зняття зовнішнього поля. Характерною властивістю феромагнетиків є наявність малих областей, яким притаманне однорідне спонтанне намагнічування – здатність намагнічуватися за відсутності зовнішнього магнітного поля. Ці області називаються *доменами*; розміри їх досягають 10^{-2}–10^{-3} см (рис. 20.5, *г*). За відсутності зовнішнього магнітного поля магнітні поля доменів орієнтовані хаотично, тоді як у зовнішньому магнітному полі домени, що орієнтовані вздовж поля, починають збільшувати розміри за рахунок тих доменів, чий напрямок не збігається з напрямком поля; це призводить до появи власного магнітного поля ферромагнетика, яке орієнтоване вздовж зовнішнього магнітного поля. Значення магнітної сприйнятливості для феромагнетиків становлять від декількох десятків до багатьох тисяч одиниць.

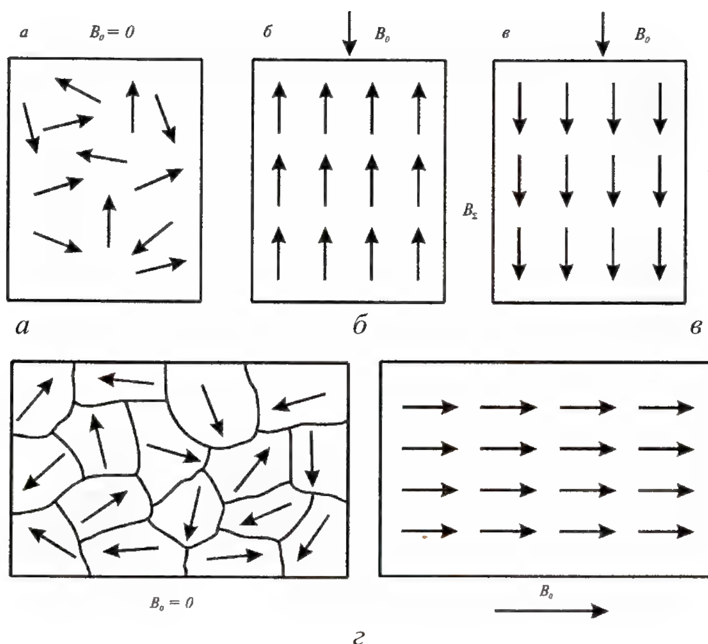


Рис. 20.5. **Магнітні властивості речовини**: *а* — хаотична орієнтація власних магнітних полів електронів речовини за відсутності зовнішнього магнітного поля; *б* – намагнічування речовини (діамагнетика) у напрямку, протилежному зовнішньому магнітному полю; *в* – намагнічування речовини (парамагнетика) у напрямку зовнішнього магнітного поля; *г* – наявність малих областей (доменів) у феромагнетиків, яким притаманне однорідне спонтанне намагнічування

20.6. МАГНІТНЕ ПОЛЕ ЗЕМЛІ

Природне силове поле, виникнення якого зумовлено джерелами, що знаходяться в Землі і навколоземному просторі, називається *магнітним полем Землі*. Магнітне поле діє на електричні заряди, що рухаються, і тіла, які мають магнітний момент. Магнітне поле Землі має постійну (≈ 99%) та змінну (≈ 1%) складові. Це поле за формою нагадує поле диполя, центр якого зміщений відносно центра Землі, вісь нахилена до осі обертання Землі на $11{,}5^0$ (рис.20.6). Середня величина магнітної індукції поблизу земної поверхні становить ≈ $5 \cdot 10^{-5}$ Тл, а напруженість магнітного поля спадає від магнітних полюсів (55,7 А/м) до магнітного екватора (33,4 А/м).

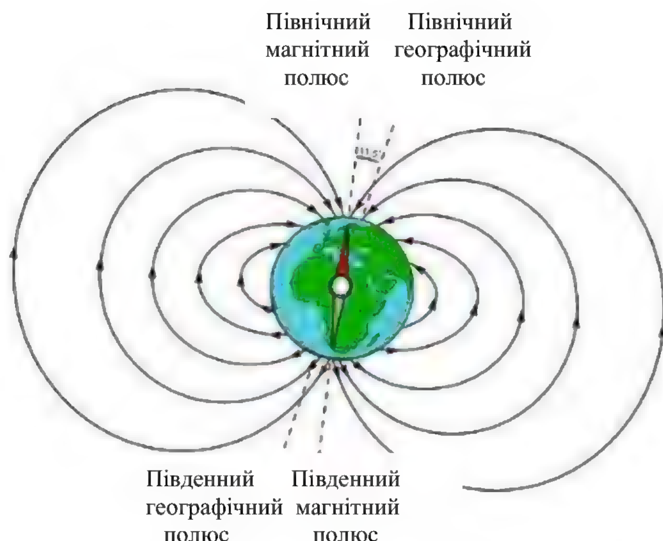


Рис. 20.6. **Магнітне поле Землі за формою нагадує поле диполя, центр якого зміщений відносно центра Землі, а вісь нахилена до осі обертання Землі на 11,5°**

Магнітне поле Землі утворює *магнітосферу* – область навколоземного простору, фізичні властивості, розміри і форма якої визначаються магнітним полем Землі та його взаємодією з потоками заряджених частинок від Сонця. Магнітосфера простягається на 70–80 тис. км (10–12 $R_З$) по напрямку до Сонця і на багато мільйонів кілометрів у протилежному напрямку (діаметр “хвоста” становить приблизно 20–25 $R_З$).

Крім того, на структуру та поведінку магнітосфери впливає *соняч-ний вітер* – швидкий (400–800 км/с) потік гарячої плазми від сонячної поверхні, який утворюється внаслідок високої температури сонячної корони.

20.7. ЕЛЕКТРОМАГНІТНА ІНДУКЦІЯ

У 1831 р. М.Фарадей відкрив явище *електромагнітної індукції*, яке полягає в тому, що в замкнутому провідному контурі під час зміни потоку магнітної індукції, що охоплюється цим контуром, виникає електричний струм, який одержав назву *індукційного* (рис. 20.7). Виникнення індукційного струму свідчить про наявність у колі

елект-рорушійної сили електромагнітної індукції.
Магнітним потоком $d\Phi$ через елементарну поверхню dS називають скалярну величину, що дорівнює добутку проекції B_n вектора магнітної індукції на нормаль n до елемента поверхні на площу цього елемента:

$$d\Phi = B_n dS. \qquad (20.21)$$

Повний магнітний потік через поверхню S знайдемо зі співвідношення:

$$\Phi = \int_S B_n dS\,. \qquad (20.22)$$

Для однорідного магнітного поля і плоскої поверхні S, перпендикулярної до $\vec{B}$, потік визначається так:
$\Phi = BS.$ (15.23)
Подальші дослідження призвели до формулювання <u>*закону Фарадея*</u> – *електрорушійна сила електромагнітної індукції в замкнутому провідному контурі чисельно дорівнює і протилежна за знаком швидкості зміни магнітного потоку крізь поверхню, обмежену цим контуром:*

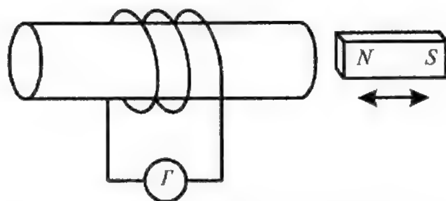


Рис. 20.7. **Явище електромагнітної індукції полягає в тому, що в замкненому провідному контурі під час зміни потоку магнітної індукції, який охоплюється цим контуром, виникає електричний струм, який отримав назву індукційного**

$$\varepsilon = -\frac{d\Phi}{dt}. \qquad (20.24)$$

<u>*Правило Ленца:*</u> *напрямок індукційного струму завжди такий, що його магнітне поле протидіє зміні магнітного потоку, який спричинює цей струм.*
Таким чином, змінний магнітний потік індукує електрорушійну силу, а у замкнутому колі – електричний струм. Внаслідок змінного магнітного потоку навколо провідника утворюється електричне поле. Слід відзначити однак, що індуковане електричне поле відрізняється

за своїми властивостями від електростатичного поля, що утворюється нерухомими електричними зарядами.

20.8. ЕЛЕКТРОМАГНЕТИЗМ

Електромагнетизм є галузь фізики, що вивчає створення магнітного поля від руху електричних зарядів.

Змінне електричне поле завжди породжує магнітне поле, а змінне магнітне поле викликає появу електричного протоку. Сукупність електричного і магнітного полів, які можуть породжувати один одного, називається *електромагнітним полем*.

Приклад

Протон рухається зі швидкістю $8\cdot10^6$ м·с$^{-1}$ вздовж осі *X*. Він попадає в магнітне поле, магнітна індукція якого 2,5 Тл. Поле направлено під кутом 60^0 до осі *X* і лежить в площині *XУ*. Визначити силу Ампера.

Розв'язання

Використовуємо табличні дані (див. Додаток) і підставляємо числові значення у формулу (23.5):

$$dF = IBdl\sin\alpha = (1{,}6\cdot10^{-19}\ \text{Кл})(\ 8\cdot10^{6}\ \text{м}\cdot\text{с}^{-1})(2{,}5\ \text{Тл})(\ \sin60^{0}) = 2{,}77\cdot10^{-12}\ \text{Н}.$$

Контрольне завдання

Провідник масою 0,5 г довжиною 1 см розташований з півночі на південь. Визначити величину та напрям дії сили Ампера, якщо сила струму в провіднику дорівнює 2 А.

Відповідь: 0,245 Тл, на схід.

Приклад

Електромагнітний метод вимірювання швидкості кровотоку грунтується на відхиленні зарядів, які рухаються в кровоносних судинах, в магнітному полі (рис.23.7). Визначити об'ємну швидкість кровотоку, якщо магнітна індукція 2,5 Тл, різниця потенціалів, що реєструється, 500 мкВ, зазор між полюсами магніту 10^{-3} м, поперечний переріз судини 10^{-5} м ^{2}.

Розв'язання

Робота по переміщенню заряду в провіднику визначається як:

$$dA = \vec{F}\cdot d\vec{x},$$

або, з урахуванням закону Ампера:

$$dA = I[\vec{l}\times\vec{B}]\cdot d\vec{x}.$$

Потужність пов'язана з роботою виразом:

$$P = \frac{dA}{dt} = I[\vec{l}\times\vec{B}]\frac{d\vec{x}}{dt} = I[\vec{l}\times\vec{B}]\cdot\vec{V},$$

У той же час:

$$P = I \cdot U,$$ де

U - різниця потенціалів, що вимірюється на електродах, прикладених до судини.

Таким чином :

$$IU = I\,[\vec{l} \times \vec{B}\,] \cdot \vec{V}\,,$$

або

$$U = [\vec{l} \times \vec{B}\,] \cdot \vec{V}\,,$$

У скалярній формі:

$$U = lBV.$$

Звідси швидкість руху кровотоку становить:

$$V = \frac{U}{lB}\,.$$

Тоді об’ємна швидкість кровотоку визнаиться за виразом:

$$Q = V \cdot S,$$

де S - поперечний переріз судини.

Комбінуючи два останніх рівняння, отримаємо:

$$Q = \frac{US}{lB}\,.$$

Підставляючи числові дані в останнє рівняння,маємо:

$$Q = \frac{500 \cdot 10^{-6}\,В \cdot 10^{-5}\,м^2}{10^{-3}\,м \cdot 2{,}5Тл} = 2 \cdot 10^{-6}\ м^3/с.$$

Контрольне завдання

Заряд тіла бджоли змінюється від -1,8 пКл в момент вильоту з вулика до +2,9 пКл в момент повернення зі збору. Швидкість польоту бджоли складає 0÷60 км·г$^{-1}$ без корму і 20÷30 км·г$^{-1}$ з кормом. Визначити максимальні значення сили Лоренца, що діє на бджолу в момент вильоту і повернення, якщо індукція магнітного поля Землі 45000 нТл.

Відповідь: $1{,}35 \cdot 10^{-15}$ Н і $1{,}09 \cdot 10^{-15}$ Н.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Що таке сила Лоренца? Яким закономірностям вона підпорядковується?
2. Записати закон Ампера.
3. Сформулювати правило лівої руки для визначення напряму дії сили Лоренца і сили Ампера.
4. Які речовини називають діамагнетиками, парамагнетиками, феромагнетиками?
5. Дати визначення магнітної сприйнятливості.
6. В чому полягає явище електромагнітної індукції?
7. Сформулювати правило Ленца.

21. БІОМАГНЕТИЗМ

Біомагнетизм – це розділ біофізики, який вивчає магнітні властивості клітин, тканин та органів, а також магнітні поля біологічного походження.

21.1. Джерела магнітного поля в живому організмі

У процесі життєдіяльності організму м'язові та нервові клітини виявляють електричну активність. Результатом такої активності є виникнення біомагнітних полів, які породжуються електричними струмами. Наприклад, клітинна мембрана проявляє здатність пропускати через себе іони речовин. У разі неоднорідної поляризації мембрани по всій клітинній поверхні можуть виникати позаклітинні струми, які замикаються всередині клітини і є джерелами біомагнітних полів. Біомагнітні явища можуть виникати під час роботи або руху окремих органів (серця, очей тощо), а також проходження нервових імпульсів, у результаті взаємодії організму або його органів із зовнішнім середовищем. Крім того, джерелами магнітних полів можуть бути магнітні включення, що знаходяться у живому організмі.

21.2. Принципи магнітографії

Зміни електрофізіологічних процесів, які мають місце у серцевому м'язі, зумовлюють відповідні зміни магнітних характеристик серця; аналіз їх є суттю *магнітокардіографії.* Слід відзначити, що при цьому вимірюються компоненти вектора магнітної індукції, перпендикулярні до поверхні грудної клітки. Кількість вимірювань варіюється від 30 до 50; зондовані ділянки розміщені на однакових інтервалах (близько 5 см) по вертикалі та горизонталі. Магнітну індукцію реєструють за допомогою приймальних котушок; криві зміни у часі компоненти магнітної індукції називають *магнітокардіограмами.*

Електрична активність головного мозку призводить до появи магнітного поля, реєстрація якого лежить в основі *магнітоенцефалографії.*

Реєстрація власного магнітного поля скелетного м'яза становить суть *магнітоміографії.* Під дією імпульсу збудження, що проходить по аксону, у м'язовому волокні виникає електричний

імпульс досить складної форми. Саме зміні електричного сигналу відповідає виникнення магнітного поля.

Магнітні поля можуть бути індуковані у процесі електричної активності сітчастої оболонки ока; реєстрація відповідних магнітних полів лежить в основі *магніторетинографії.* Під час дії зовнішніх подразників на зоровий аналізатор виникають магнітні поля на роговій оболонці ока, вимірювання яких називають *магнітоокулографією.*

Реальні значення магнітних полів, що реєструються методами магнітографії, наведено в табл.21.1.

21.1. Значення магнітних полів, що реєструються методами магнітографії

Біомагнітний сигнал	Магнітна індукція, пТл
Магнітокардіографія	50
Магнітоенцефалографія	1-10
Магнітоміографія	10
Магнітоокулографія	10

21.3. Методи реєстрації біомагнітних полів

Котушковий детектор. Використання котушки для вимірювання біомагнітних полів є найпростішим методом, який застосовувався у роки народження магнітографії. Слід відзначити, що цей метод може бути використаний лише для реєстрації змін магнітних полів.

Електрорушійна сила електромагнітної індукції оцінюється за виразом:

$$\varepsilon = N\pi r^2 \frac{dB}{dt}, \qquad (21.1)$$

де N – кількість витків; r – радіус котушки; $\frac{dB}{dt}$ – зміна магнітної індукції.

Використовуючи типові значення $N = 10^3$, $r = 5$ см, $B = 50$ пТл, $dt = 100$ мс, можна отримати $\varepsilon \approx 4\cdot10^{-9}$ В. Збільшити величину ε можна шляхом використання феритових осердь або збільшення кількості витків (до 10^4).

Градіометр. Процесу магнітографії заважає вплив зовнішніх магнітних полів. Дійсно, якщо магнітограма

характеризується магнітною індукцією близько 10-50 пТл, то зовнішні магнітні поля, які утворюються сучасним обладнанням в будинках, спричинюють магнітну індукцію $5{\cdot}10^5$ пТл. Для запобігання впливу цих полів слід екранізувати робочі приміщення, в яких проводиться реєстрація магнітограм феромагнітними або алюмінієвими матеріалами, хоча це зовсім не дешевий захід. Метод, який передбачає зменшення впливу зовнішніх магнітних полів, базується на використанні *градіометра* – приладу, здатного вимірювати просторовий градієнт магнітного поля. Індукція B магнітного поля, яке створюється серцем, обернено пропорційна відстані r від серця:

$$B = \frac{ID\mu_0}{4\pi r^2}\ , \qquad (21.2)$$

де D – розміри серця (≈ 5 см).

В той же час, просторовий градієнт магнітного поля обернено пропорційний r^3 (щоб впевнитися в цьому, достатньо взяти похідну dB/dr): наприклад, якщо на відстані 2000 см індукція зовнішнього магнітного поля становить 1250 пТл (порівняно з 125 пТл магнітограми), то просторовий градієнт цього поля оцінюється як 1,25 пТл/см (порівняно з 12,5 $пТл{\cdot}см^{-1}$ – градієнтом магнітного поля серця). Схематичне зображення градіометра наведено на рис.21.1. В основі його лежить використання двох котушок для оцінки просторового градієнта магнітного поля.

Детектор на основі ефекта Холла. В основі детектора лежить вимірювання різниці потенціалів $\Delta\varphi$, яка виникає у провіднику із струмом, розміщеним у магнітному полі. Ця різниця потенціалів вимірюється перпендикулярно до напрямків електричного струму і магнітного поля (рис.21.2) і визначається за формулою:

$$\Delta\varphi = R_x \frac{I \cdot B}{d}\ , \qquad (21.3)$$

де I – електричний струм; B – магнітна індукція; d – товщина провідника; R_x – стала Холла.

Детектор такого типу спроможний оцінювати біомагнітні поля в діапазоні 10 мкТл-1 Тл.

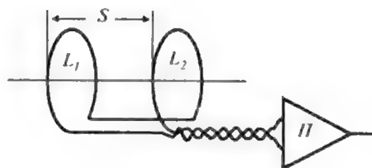


Рис. 21.1. **Схематичне зображення радіометра:** L_1 та L_2 – котушки, розміщені на відстані *S*; *П* – підсилювач

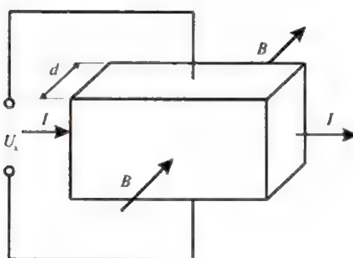


Рис. 22.2. **Ефект Холла**: *I* – електричний струм; *B* – магнітна індукція; U_x – *різниця рпотенціалів;* *d* – товщина кристалу

22. МАГНІТОБІОЛОГІЯ

Магнітобіологія – це розділ біофізики, який вивчає вплив зовнішніх магнітних полів на стан та діяльність живих організмів, а також їх здатність реагувати на зовнішні магнітні фактори (здійснювати магніторецепцію).

22.1. ВПЛИВ МАГНІТНИХ ПОЛІВ НА ЖИВІ ОРГАНІЗМИ

Птахи. Під час міграції птахи орієнтуються не тільки по зірках, положенню Сонця, але й по магнітному полю Землі. Чутливість птахів до магнітних полів варіює від 43 до 56 мкТ, але після адаптації вони здатні сприймати поля від 16 до 150 мкТ. При цьому птахи не розрізняють північний і магнітний полюси і потребують додаткової світлової інформації для орієнтування [Ho et al.,1992].

Морські тварини. Відомо, що морські істоти – акули, скати, вугри, черепахи, кити, дельфіни – здатні використовувати магнітне поле Землі в пошуках кращих умов існування.

Так, на магнітні поля реагують вугри (*Anguilla Anguilla, Anguilla japonica*), кити та дельфіни (*Delphinus delphis, Crampus delphis, Lagenorhynchus acutus, Balaenoptera physalus, Glabicephala malaena*), креветки (*Crangon crangon*), краби (*Rhithropanopeus harrissi*), мідії (*Mytilus edulis*), морські їжаки (*Echinoidea*) [Fisher and Slater, 2010].

Чутливість морських істот до магнітних полів під час навігації знаходиться на рівні напруженості магнітного поля Землі.

Рептилії. Міссісіпський (*Alligator mississippiensis*) та китайський (*Alligator sinensis*) алігатори відчувають зміни напруженості магнітного поля Землі, що передують землетрусам [Schmidt-Nielsen K. 1997].

Земноводні. Печерна саламандра *(Eurycea lucifuga*) здатна знаходити шлях у повній темряві, орієнтуючись по магнітному полю. Чутливим до магнітного поля також є зеленоватый тритон (*Notophthalmus viridescens*) [Kentwood, 2007; Schmidt-Nielsen K. 1997].

Молюски. Швидкість метаболізму равлика *Nassarius* залежить від зовнішнього магнітного поля [Biological effects…, 1964]. Крім того, равлик здатний відрізняти полюси магніту.

Комахи. Ще в XX столітті Карл Фріш помітив, що магнітне поле Землі використовується бджолами-танцівницями для орієнтації [Frisch, 1953]. Магнітна орієнтація проявляється у бджіл у процесі будівництва нових стільників. Можна стверджувати про амплітуди

1–10 нТл, які відповідають чутливості бджіл до магнітних полів.

Дрозофіли (Drosophila) – плодові мухи, які можуть орієнтуватися в магнітних полях. Різні штами Drosophila були навчені реагувати на магнітні поля [Gegear et al., 2008]

Вплив зовнішнього штучного магнітного поля на сліпих африканських термітів *Trinervitermes geminatus* (*Termitidae: Nasutitermitinae*), які збирають корм у зовнішньому щодо термітника просторі, порушує орентацію комах. У той же час, питання про роль геомагнітного поля в орієнтації термітів залишається поки відкритим [Klotz and Jander, 2009].

Черви. Планарія *Dugesia*, коли віддаляється від джерела світла, завжди відхиляється від прямолінійної траєкторії; величина і напрямок відхилення залежать від орієнтації і напруженості зовнішнього магнітного поля. Чутливість планарії до магнітного поля становить $4{\cdot}10^{-6}$ Тл.

Нематоди *Caenorhabditis elegans* здатні орієнтуватися в магнітному полі Землі з використанням набору магнітних сенсорних нейронів [Vidal-Gadea et al., 2015]. Черви, схоже, використовують магнітне поле для орієнтації під час вертикальних міграцій в грунті, які змінюються залежно від ступеня їх насичення (голодні черв'яки заріваються вгубь, тога як ситі піднімаються вгору).

Бактерії. Магнетотактичні бактерії проявляють особливу здатність орієнтуватися відносно магнітних ліній магнітного поля Землі. Ланцюжки магнетосом – мембранні органели, знайдені у деяких магнетотактичних бактерій. Вони містять від 15 до 20 кристалів магнетиту довжиною 40-60 нм, які разом діють подібно до голки компаса, орієнтуючи магнетотактичних бактерій у магнітному полі Землі

Цікавою є здатність магнетобактерії *Magnetospirillum magnetotacticum* здійснювати внутрішньоклітинний синтез магнітних наночастинок Fe_2O_4.

Магнетотактичні бактерії мають фіксований ланцюг з близько 20 магнітних кристалів розмірами 35-100 нм. Ці бактерії здатні іммобілізувати важкі метали з оточуючого розчину. Прикладання низькоінтенсивного сфокусованого магнітного поля дає можливість виділити ці метали.

Застосовуються магнетотактичні бактерії для очищення стічних вод від небезпечних металів – продуктів виробництва важких металів та ядерної промисловості.

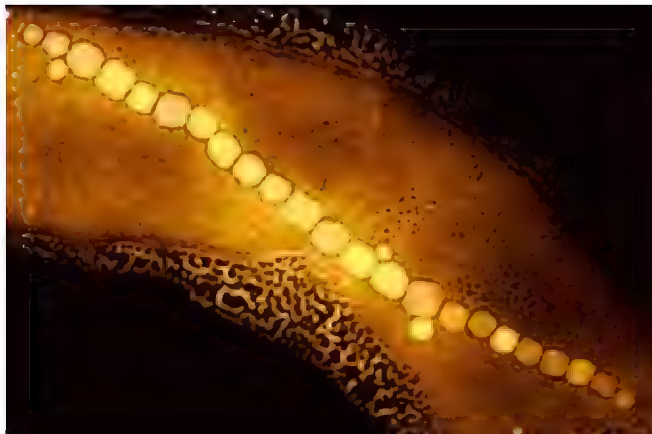


Рис.22.1. **Магнетотактична бактерія *Magnetospirillum magnetotacticum* з ланцюгом кристалів магнетиту**

Традиційні методи вилучення важких металів достатньо дорогі та неефективні, особливо коли йдеться за їх низькі концентрації у розчинах. На відміну від інших забруднюючих речовин, метали важко вилучити з довкілля, оскільки вони не підлягають хімічній та біологічній деградації та неруйнівні.

22.2. Вплив електромагнітних полів на живі організми

Розглянемо вплив електромагнітних полів, що створюються лініями електропередачі надвисокої напруги, на живі організми. Сучасна енергетика базується на лініях електропередачі (ЛЕП) з напругою 220, 500, 750, і 1150 кВ. Створення двох останніх ліній електропередач (ЛЕП-750 і ЛЕП-1150) потребує формування санітарно-захисних зон – коридорів шириною 100-150 м, що обмежує господарську діяльність людини і вносить певні екологічні проблеми. Утворення просік супроводжується також значними змінами тваринного компонента екосистем: відзначається зникнення тварин, що мешкають в кронах дерев; змінюється видовий склад, численність і різноманіття птахів; збільшується концентрація гризунів.

Без сумніву, впливають ЛЕП й на людський організм. Розростання міст до рівнів мегаполісів викликає наближення ЛЕП

до новобудов. Допустимі норми електричного поля не повинні перевищувати 1 кВ/м; для цього необхідно віддаляти опори ЛЕП на 30-40 метрів від жилих кварталів.

Електромагнітне поле установок високої напруги суттєво впливає на людину, викликаючи неприємні враження, а іноді – нервово-фізіологічні порушення. Механізм цих явищ пов'язаний з появою наведеного в людському організмі електричного струму. При частоті 50 Гц мінімальний струм, який відчуває людина, становить 1 мА. Вплив електричних полів промислової частоти залежить від напруженості і часу перебування.

В табл. 22.1 наведено максимально дозволені для населення рівні електромагнітних випромінювань. Нагадаємо, що типові значення напруженості електричного поля становлять для: повітряних ЛЕП – 5,5-2,5 кВ/м; електричних розподільних станцій – 2,5-6 кВ/м.

22.1. Дозволені для населення рівні електромагнітних випромінювань

Частота	Рівень, В/м
50 Гц	$5 \cdot 10^2$
30-300 кГц	20
0,3-3 МГц	10
3-30 МГц	4
30-300 МГц	2

Крім того, джерелами електромагнітних полів є радіолокаційні станції, системи радіозв'язку і телебачення, промислової установки термообробки матеріалів, отримання плазми, медичні прилади.

Так, напруженість поля в будинку, що знаходиться поблизу Останкінської телебашти в Москві, дорівнює 4-8 В/м при гранично допустимому рівні 2 В/м.

Згідно накопиченим даним, вплив електромагнітних полів на людину призводить до негативних змін стану здоров'я, викликаючи зсуви в функціонуванні серцево-судинної, ендокринної, гематологічної, імунної систем, а також збільшує ризик розвитку онкологічних захворювань.

22.3. Вплив мобільного зв'язку на здоров'я людини

Мобільний телефон – це пристрій, який може виконувати і приймати телефонні виклики по лінії радіозв'язку. На додаток до телефонного спілкування, сучасні мобільні телефони також надають

широкий спектр інших послуг, таких, як обмін текстовими повідомленнями, СМС, електронну пошту, користування системою Інтернет, бездротового зв’язку ближнього радіусу дії, бізнес-додатків, ігор і фотографій. Вивчення впливу мобільного зв’язку на здоров’я людини є потребує ретельного вивчення та аналізу у зв’язку з величезним поширенням мобільних телефонів у всьому світі. Мобільні телефони використовують електромагнітне випромінювання в мікрохвильовому діапазоні, яке може бути шкідливим для здоров'я людини.

У 2011 році Всесвітня організація охорони здоров'я підтвердила, що використання мобільного телефону може представляти довгострокову загрозу для здоров’я людини. Мобільний зв’язок може бути класифікований як джерело “канцерогенної небезпеки” [Якименеко та Сидорик,2010]. Доведено, що ризик отримання гліоми (раку мозку) підвищується на 40% у користувачів, які користуються мобільним телефоном в середньому 30 хвилин на день протягом 10 років. Недавні дослідження виявили зв’язок між використанням мобільного телефону і певними видами мозку і пухлин слинних залоз.

Ще одним джерелом електромагнітного випромінювання в широкому діапазоні частот є комп'ютер. Випромінювання елементів комп'ютера (в першу чергу монітора і системного блоку), через взаємодію з організмом людини щодня в перебігу кількох років, може викликати збої в роботі практично всіх систем, зокрема імунної, серцево-судинної, нервової тощо.

22.4. Методи магнітотерапії

Низькочастотна магнітотерапія. В основі цієї техніки лежить застосування змінних магнітних полів з частотою 50 Гц та індукцією до 35 мТл. Механізми дії пов’язані зі збудженням змінними магнітними полями вихрових струмів, які викликають теплові ефекти, що впливають на окислювально-відновні та ферментативні процеси. Крім того, магнітні поля змінюють концентрації іонів на поверхні мембран і впливають на функціональний стан клітини.

Індуктотермія. Ця техніка базується на використанні змінних магнітних полів високої частоти. Кількість теплоти Q, що виділяється в одиниці об’єму тіла тварини, визначається за формулою:

$$Q \sim \frac{\omega^2 B_0^2}{\rho} \sim \sigma\omega^2 B_0^2, \qquad (22.1)$$

де ω – частота змінного магнітного поля; ρ – питомий опір тканини; σ – питома електропровідність тканини; B_0 – амплітуда напруженості магнітного поля.

Отже, підвищення частоти магнітного поля до десятків мегагерц сприяє нагріву тканини.

Приклад

Визначити величину магнітної індукції, що створюється серцем на відстані 20 см, припускаючи, що струм, який проходить через серце, становить 1 мА, а розміри серця - 5 см.

Розв'язання

Використовуємо формулу (26.2), в яку підставяємо числові дані:

$$B = \frac{ID\mu_0}{4\pi r^2} = (1\cdot 10^{-3}\ А)(5\cdot 10^{-3}\ М)(\ 1{,}256\cdot 10^{-6}\ Н\cdot А^{-2})/(4\cdot 3{,}14)(0{,}2\ М)^2 = 1{,}25\ ПТЛ.$$

Контрольне завдання

Визначити різницю потенціалів, що виникає внаслідок ефекту Холла у мідному провіднику товщиною 0,1 см при проходженні струму 5 А, якщо стала Холла становить $7{,}4\cdot 10^{-11}$ $м^3\cdot Кл^{-1}$, магнітна індукція дорівнює 1,2 Тл.

Відповідь: 0,444 мкВ.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Назвати джерела магнітного поля біологічного походження.
2. В чому полягає суть методу:
   магнітокардіографії?
   магнітоенцефалографії?
   магнітоміографії?
   магніторетинографії?
   магнітоокулографії?
3. Охарактеризувати сучасні уявлення щодо магніторецепції у тварин.
4. Як реагують живі організми на магнітне поле Землі?
5. Пояснити принципи дії: котушкового детектора; градіометра; детектора на основі ефекта Холла.
6. Охарактеризувати методи магнітотерапії.

22.5. Магніторецепція

Магніторецепція – це здатність живих організмів сприймати і використовувати зовнішні магнітні поля для орієнтування та навігації. Магніторецепція притаманна бактеріям, членистоногим, молюскам та деяким хребетним, зокрема птахам, черепахам, акулам та скатам [Wiltschko and Wiltschko, 2012].

Розглянемо магніторецепторні системи у тих організмів, які беруть участь у міграціях на короткі та далекі відстані, використовуючи магнітне поле Землі для орієнтації та навігації. До них можна віднести птахів, риб і комах (зокрема, бджіл).

22.5.1. Магніторецепція у птахів

В даний час можна вважати доведеною наявність у птахів як мінімум двох незалежних систем магніторецепції.

Магніторецепція на основі радікальної пари. Така магніторецепторна система локалізована в сітківці ока і заснована на фотозалежних бірадікальних хімічних реакціях на основі білка криптохрома.

Вперше гіпотеза про те, що хімічні реакції можуть лежати в основі магніточутливих рецепторів, була висунута Клаусом Шультеном і його співавторами (1982). Удосконалення цієї гіпотези призвело до створення моделі магніторецепції птахів, яка передбачає участь світлоіндукованої магнітно-чутливої хімічної реакції на основі радикальних пар і імовірно має місце в зоровому аналізаторі птахів [Ritz et al., 2000].Використання геомагнітного поля вимагає від птахів здатності сприймати магнітні поля низької інтенсивності ($\approx 5 \cdot 10^{-5}$ Тл). Механізм радикальної пари, мабуть, в змозі пояснити всі особливості, що спостерігаються в поведінкових експериментах по магнітної орієнтації птахів [Becker, 2009].

Модель радикальної пари допускає, що геомагнітні (і навіть більш слабкі) поля можуть змінити вихід хімічних реакцій. Радикальна пара складається з двох радикалів, тобто двох молекул, які мають неспарений електрон і утворюють тандем. Залежно від спінового стану неспарених електронів радикальна пара знаходиться або в синглетному *S*, або в тріплетном стані *T*. Спини неспарених електронів можуть бути антипаралельними (↑↓) або паралельними (↑↑). Антипаралельні спини притаманні синглетному стану, а паралельні – триплетному.

Під впливом надтонкої взаємодії радикальна пара постійно переходить з триплетного в синглетний стан й назад, причому

швидкість цього процесу, званого *синглет-триплетною інтерконверсією*, залежить від напруженості зовнішнього магнітного поля і його орієнтації по відношенню до осі радикальної пари.

Розглянемо дві молекули *A* і *B*. Нехай одна з них (скажімо, *B*) зазнає збудження падаючим фотоном (B^*). Електрон збудженої молекули переноситься іншій молекулі. У цьому випадку молекула *B* називається електронним донором, а молекула *A* – електронним акцептором. Пара радикалів, що утворилася при цьому, знаходиться в синглетному стані. Під впливом на систему зовнішнього магнітного поля можливі різні взаємні орієнтації поля і радикалів. Переходи з одного стану в інший супроводжуються зміною виходу реакції *C*[3]. При паралельній орієнтації вихід реакції більший, ніж при антипаралельній.

Кріптохром як магніторецептор. На роль магніторецептора претендує кріптохром – світлочутливий білок, що дозволяє клітинам сприймати світло в синій області спектра. Кріптохроми являють собою сімейство фоточутливих білків, що поглинають світло переважно в синій області спектра та які містять флавін як ко-фактор. Вони були запропоновані [Ritz et al.,2000] на роль магніточутливих молекул тому, що являють собою єдиний відомий клас молекул у хребетних, які здатні формувати радикали після поглинання фотонів. Здатність абсорбувати світло визначається наявністю флавину (у формі ФАД) і птерину.

Сітківка ока була запропонована як тканина, де відбуваються ці процеси [Ritz et al.,2000], оскільки фоторецептори сітківки мають впорядковану орієнтацію. Було припущено, що ця анізотропія виходу реакції радикальної пари може привести до модуляції зображення, яке формується в зоровому аналізаторі птиці. Очевидно, що різні продукти бірадікальной реакції через каскад реакцій можуть по-різному модулювати чутливість фоторецепторів.

Наприклад, можна уявити, що продукти триплетної радикальної пари приводять до інгібування зорової інформації, а синглетної – до посилення, або навпаки. В результаті цієї модуляції нейронного сигналу чутливість фоторецепторів в різних частинах сітківки буде різною в залежності від орієнтації фоторецептора, що містить кріптохром, до вектора магнітного поля. Припустимо, що якщо фоторецептор вирівнюються паралельно (або антипаралельно) вектору магнітного поля, то зоровий сигнал, що надходить від даного

---

[3] Вихід реакції - це відношення маси практично отриманої речовини до маси теоретично можливої.

фоторецептора в мозок, буде максимально посилений. У такому випадку при перпендикулярній орієнтації клітини до вектору магнітом поля сигнал буде максимально пригнічений.

У результаті птах може буквально "побачити" магнітне поле, тобто сприймати його як зоровий образ (наприклад, затемнена або, навпаки, білувата прозора пляма), накладеного на звичайну зорову картину світу. На рис. 22.2 представлена проста модель зорового аналізатора в магнітному полі [Ritz et ak., 2000].

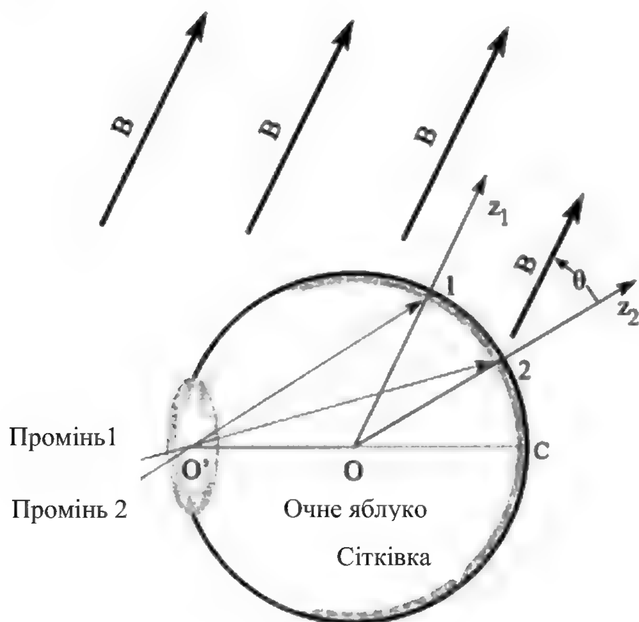


Рис. 22.2.. **Проста модель ока птаха** [Ritz et ak., 2000]

Два променя потрапляють на сітківку в точках 1 і 2, в яких знаходяться молекули *A* і *B*. На підставі наведених вище міркувань будемо вважати, що вихід продукту реакції *C* буде більшим в положенні 1, ніж в положенні 2. Більш високий вихід *C* зменшує чутливість оптичних рецепторів в зоровому аналізаторі, що відповідає темній плямі на сітківці птиці. Орієнтація магнітного поля

паралельно оптичної осі ока птаха викликає появу темної плями на сітківці, що може служити орієнтиром.

Модель радикальних пар пояснює вищезгадані поведінкові результати таким чином: тільки фотони з певною енергією (тобто, що відповідають певній довжині світлової хвилі) можуть індукувати перенос електрона від молекули кріптохрома до якогось рецептора (найімовірніше, до ко-факторів кріптохрома, наприклад, флавінаденіндінуклеотіду (ФАД). У результаті утворюється пара молекул з неспареними електронами (радикали), що складається з донора кріптохрома і його партнера акцептора.

Роль антени (світлозбирального хромофора) в кріптохромі виконує птерін. При поглинанні птеріном кванта світла його збудження передається на молекулу ФАД, яка відіграє роль «реакційного центру». Вихідним у робочому циклі криптохрома є повністю окислений стан ФАД. Поглинання кванта синього світла призводить до одноелектронного фотовідновлення, в результаті чого утворюється радикальна форма ФАДН*, яка є активною та викликає фізіологічний відповідь на синє світло.

Деякі форми кріптохрома знайдені в сітківці птахів зарянки (*Erithacus rubecula*) і садової славки (*Sylvia borin*). Дрозофіла фруктова (*Drosophila melanogaster*) також використовує кріптохром для магніторецепції [Gegear et al., 2008].

Друга магніторецепторна система, ймовірно, заснована на магнітних властивостях сполук заліза (біогенного магнетиту); скоріше за все ці сполуки містить наддзьобок (хоча точна локалізація і ультраструктура рецепторів невідома) і інервується очної гілкою трійчастого нерва.

Магнетит – це специфічна неорганічна сполука заліза (оксиди, сульфати, сульфіди і фосфати заліза). У тварин основною сполукою заліза, яка відповідає за магніторецепцію, є феригідрит $5Fe_2O_3 \cdot 9H_2O$; у бджіл – Fe_3O_4. Магнетит знайдений у голубів, пелагічних китів, деяких молюсків та бактерій, що мешкають в мулі. Мінімальна структурна одиниця магнетиту з постійними магнітними властивостями називається доменом. Уміщений у магнітне поле, цей домен проявляє себе як стрілка компасу, орієнтуючись вздовж поля. Цілком можлива сумарна орієнтація всіх доменів при накладанні зовнішнього магнітного поля (так званий *суперпарамагнетизм*).

Можливі гіпотези щодо магніторецепції птахів на основі сполук заліза, їх експериментальне підтвердження і критичний аналіз досить докладно висвітлено в роботі [Кишкинёв и Чернецов, 2014].

22.5.2. Магниторецепція у риб

Розглянемо два можливих сенсорних механізму, за допомогою яких риби можуть виявити магнітні поля. Перша гіпотеза припускає, що пластинчатозяброві (*Elasmobranchii*) морські риби здатні виявити електричні поля, індуковані їх власним рухом і переміщенням морського середовища через магнітне поле Землі [Kalmijn, 1978, 1982]. Оскільки пластинчатозяброві риби є виключно мешканцями моря, які населяють середовище з високою провідністю, між рибою і солоної водним середовищем утворюється електричний ланцюг. Електрорецепторами в даній ситуації є ампули Лоренціні.

Чутливість таких електрорецепторних систем пластинчатозябрових риб до зовнішніх електричних полів знаходиться на рівні 10-20 нВ/см [Bodznick et al., 2003].

Ці органи в змозі відчувати магнітні поля – при русі морської води щодо магнітного поля Землі на рецепторних клітинах виникає різниця потенціалів (згадаємо явище електромагнітної індукції і закон Фарадея: якщо провідник перетинає магнітне поле, генерується електричний потенціал), яка залежить від інтенсивності зовнішнього магнітного поля, довжини каналу, орієнтації каналу по відношенню до зовнішнього магнітного поля, а також відносної провідності внутрішньої і зовнішньої середовищ. Різниця потенціалів, що виникає в процесі руху риби і води, дозволяє стимулювати електрорецептори і визначити напрямок магнітного поля [Kalmijn, 1978, 1982].

Ще одна гіпотеза, яка може бути застосована до костистих риб (*Teleostei*), допускає участь магнетиту як магніторецептора. Передбачається, що в процесі руху риби відбувається перетворення магнітного поля магнетиту в механічні сигнали, які можуть бути виявлені за допомогою нервової системи. Теоретичний аналіз показує, що магніторецептори на основі магнетиту в стані визначати напрямок і інтенсивність магнітного поля з порогової чутливістю до змін магнітного поля порядку 10 нТл. [Kirschvink and Gould, 1981].

22.5.3. Магниторецепція у бджіл

Одним із способів навігації та орієнтації, який може бути застосований бджолами в складних умовах, є використання магнітного поля Землі. Медоносні бджоли (*Apis mellifera*) демонструють явище супермагнетизму, що виявляється в сумарній орієнтації структурних одиниць магнетиту (доменів) у зовнішньому

магнітному полі. Ці домени були знайдені в гранулах заліза діаметром 0,5 ± 0,1 мкм в черевній порожнині бджоли під кутикулою [Kuterbach et al., 1982]; щільність гранул заліза становила 1,25 г/см^3 [Hsu and Li, 1994]. Магніторецепціія бджіл був підтверджена на підставі численних спостережень за поведінкою бджіл. На користь магніторецепції бджіл свідчить вплив штучних магнітних полів на будівництво стільників і здатність знаходження вулика.

22.5.4. Магніторецепція у рослин

Магніторецепція рослин відома давно; досить ознайомитися з літературними посиланнями в роботі [Galland and Pazur, 2005]. Рослини демонструють здатність реагувати на геомагнітні поля – як інтенсивні постійні, так і змінні. Сучасні погляди на магніторецепцію рослин грунтуються на двох можливих моделях.

До першої слід віднести *модель радикальної пари*. Суть її відображена в розділі (22.5.1). Стосовно до рослин ця модель була використана для пояснення магніторецепції *Arabidopsis thaliana* [Ahmad and Cashmore, 1993]. У формуванні радикальної пари беруть участь кріптохроми, які активуються під час опромінювання синім світлом.

Кріптохроми *Arabidopsis* представлені двома аналогічними генами, Cry1 і Cry2, які беруть участь в світло залежній реакції перенесення електронів (фотоактивації), що призводить до фотовідновлення флавінового кофактора ФАД [Giovani et al., 2003]. Участі кріптохрома в магніторецепції рослин присвячений ряд досліджень (див. роботу [Maffei, 2014] і посилання в ній).

Друга модель розглядає *механізм іонного циклотронного резонансу* – явища руху іонів в змінному магнітному полі. Це рух іонів відбувається за циклоїдальний траєкторії в перпендикулярній до поля площині і з певною кругової (циклотронної) частотою ω, значення якої для заданого магнітного поля B визначається за формулою:

$$\omega = \frac{ZeB}{m} \qquad (22.2)$$

де Z – заряд іона; e – елементарний заряд; m – маса іона.

Модель іонного циклотронного резонансу розглядає поведінку іонів у водній фазі, що беруть участь в біологічних процесах рослин. Передбачається, що магнітні поля можуть взаємодіяти резонансним чином з ендогенними змінними електричними полями в рослинній системі [Liboff, 1997].

23. ОПТИКА

Оптика – розділ фізики, в якому вивчається оптичне випромінювання (світло), процеси його поширення та явища, що спостерігаються під час взаємодії світла і речовини.

23.1. Природа світла

Оптичним випромінюванням називаються електромагнітні хвилі, довжина λ яких у вакуумі лежить в діапазоні від 10 нм до 1 мм. Розрізняють ультрафіолетове (λ<400 нм), видиме (λ=400–700 нм) та інфрачервоне (λ >700 нм) випромінювання (табл. 23.1).

23.1. **Діапазони спектра оптичного випромінювання**

Діапазон довжин хвиль, нм	Спектральна область випромінювання
	Ультрафіолетова область
100–280	*УФ-С*
280–315	*УФ-В*
315–380	*УФ-А*
	Видима область
380–440	*Фіолетове світло*
440–495	*Синє світло*
495–580	*Зелене світло*
580–640	*Жовте світло*
640–760	*Червоне світло*
	Інфрачервона область
760–2500	*Близька*
2500–25000	*Середня*
25000–500000	*Далека*

Світло має подвійну природу – в деяких випадках світло діє як хвиля, в інших – як частинка. В одних оптичних явищах, таких як інтерференція, дифракція, поляризація, дисперсія, проявляються *хвильові* властивості світла; такі явища як фотоефект переконують в тому, що світло має *корпускулярну* (дискретну) природу. Прояв світлом як хвильових, так і корпускулярних властивостей називають *корпускулярно-хвильовим дуалізмом*.

23.2. Геометрична оптика

Геометрична оптика – це розділ оптики, що використовує уявлення про прямолінійність поширення світлових променів незалежно один від одного, які заломлюються та відбиваються на межах середовищ з різними оптичними властивостями.

Розрахунки на основі геометричної оптики застосовують у процесі розробки та створенні оптичних приладів – лінз, призм, мікроскопів тощо.

Абсолютним показником заломлення середовища називається величина n, що дорівнює відношенню швидкості c поширення світла у вакуумі до швидкості υ у даному середовищі:

$$n = \frac{c}{\upsilon}. \qquad (23.1)$$

Відносним показником заломлення n_{21} першого середовища відносно другого називається співвідношення швидкостей світла в першому υ_1 та другому υ_2 середовищах:

$$n_{21} = \frac{\upsilon_1}{\upsilon_2}. \qquad (23.2)$$

На основі останніх двох рівнянь можна записати:

$$n_{21} = \frac{n_2}{n_1}. \qquad (23.3)$$

23.3. Повне внутрішнє відбивання

Внутрішнє відбивання має місце, коли світловий промінь з більш густого середовища падає на межу поділу з менш густим середовищем (Рис. 23.1). Залежно від кута падіння може відбуватися або

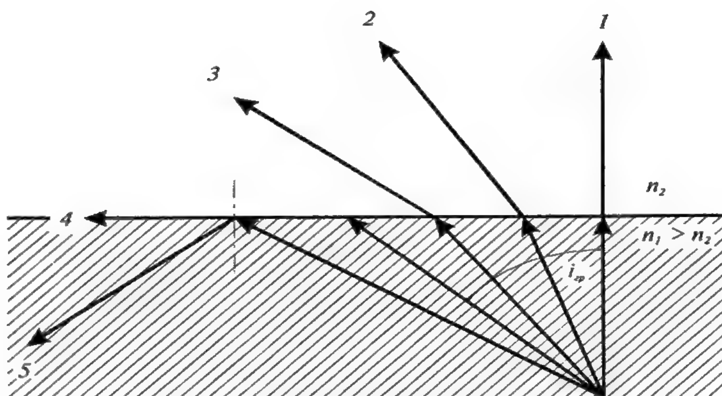


Рис. 23.1. **Повне внутрішнє відбивання**

відбивання та заломлення, або *повне відбивання*, коли все світло відбивається в те саме середовище, звідки воно поширювалось. Кут падіння $i_{гр}$, за якого відбувається повне відбивання, називається *граничним кутом* повного відбивання, який визначається зі співвідношення:

$$\sin i_{гр} = \frac{1}{n}, \quad (23.4)$$

де n – відносний показник заломлення першого середовища (оптично більш густого) відносно другого.

Приклад

Визначити граничний кут для променя, що проходить границю "вода–повітря", якщо показник заломлення дорівнює 1,33.

Розв´язання

Використовуючи рівняння (20.6), знаходимо граничний кут:

$$\sin i_{гр} = \frac{1}{n} = 1 / 1{,}33 = 0{,}752.$$

Звідси $i_{гр} = 48{,}8^0$.

Поле зору риби залежить від граничного кута. Так, під кутом $i < i_{гр}$ (наприклад 40^0) вона бачить предмети, розташовані на березі водойми та на поверхні води, тоді як під кутом $i > i_{гр}$ (наприклад, 60^0) вона здатна спостерігати дно водойми.

Розглянемо приклади практичного застосування повного відбивання.

Принципи дії світловоду. Тонкі прозорі нитки, виготовлені зі скла, кварцу або пластмаси, можуть бути використані для

направленої передачі (каналізації) світла. Якщо серцевина такої нитки має показник заломлення більший, ніж показник заломлення зовнішньої оболонки, відбувається повне відбивання променів, що поширюються під кутами, достатньо малими відносно осі нитки (рис. 23.2). Така нитка називається *світловодом*.

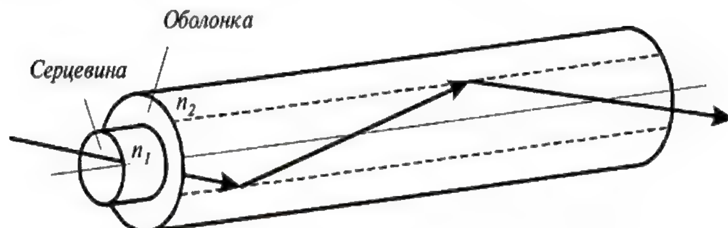


Рис. 23.2. **Принцип дії світловода**

Комбінація двох світловодів утворює *фіброскоп* – один світловід використовують для освітлення об’єкта, а інший для передачі зображення цього об’єкта (рис. 23.3).

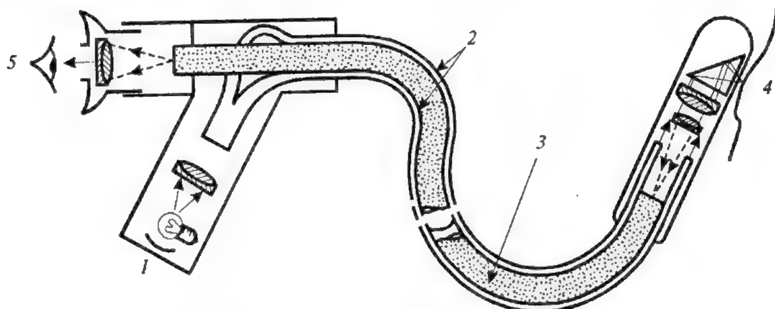


Рис. 23.3. **Фіброскоп**: 1 – джерело світла, 2 – зовнішній світловід, що забезпечує освітлення об'єкта, 3 – внутрішній світловід, призначений для передачі світлової інформації спостерігачу, 4 – об'єкт, 5 – око спостерігача

Збільшення числової апертури мікроскопа. Важливою характеристикою мікроскопа є його роздільна здатність. Найменша лінійна (або кутова) відстань між двома точками, за якої їх зображення зливаються, називається *лінійною* (або *кутовою*) *межею розділення*, яка обернено пропорційна апертурі мікроскопа.

Збільшити числову апертуру мікроскопа $A=n\sin\theta/2$ можна за рахунок збільшення показника заломлення n середовища між об'єктом і об'єктивом, або апертурного кута θ (кута між крайніми променями конічного світлового пучка, що виходить із точки об'єкта і входить в об'єктив). Якщо апертурний кут дуже великий, крайні промені можуть не потрапити в об'єктив, що погіршує зображення об'єкта. Для запобігання цьому треба використовувати *імерсійні рідини*, якими заповнюють проміжок простору між покривним склом і об'єктивом (рис. 23.4). Через те, що показник заломлення імерсійної рідини високий (наприклад, кедрова олія має n=1,515), апертура мікроскопа збільшується. Так, для звичайного "сухого" об'єк-тива n=1; $\theta/2$=72°; A=0,95, тоді як для об'єктива з імерсійною олією n=1,515;$\theta/2$=67,5°; A=1,40.

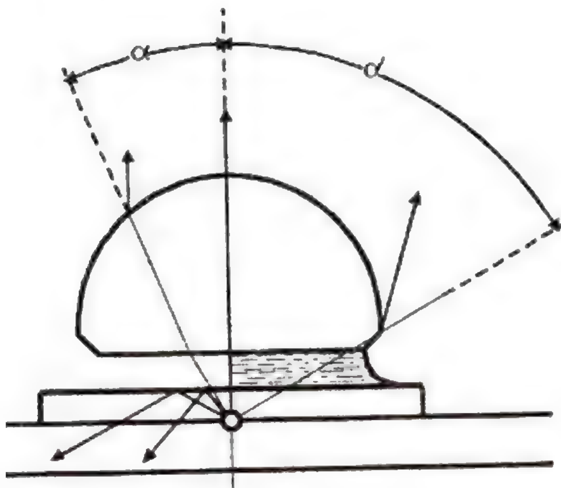


Рис. 23.4. **Використання імерсійної рідини у мікроскопі**

23.4. Хвильова оптика

23.4.1. Світло як електромагнітна хвиля

Хвильова оптика вивчає сукупність явищ, у яких виявляється хвильова природа світла. Згідно з уявленнями хвильової оптики, які грунтуються на результатах великої кількості експериментальних досліджень інтерференції, дифракції, поляризації та дисперсії, світло являє собою електромагнітну хвилю. Така хвиля поширюється у просторі у вигляді взаємозв'язаних коливань електричних і магнітних полів, вектори напруженості яких $\vec{E}$ і $\vec{H}$ завжди перпендикулярні один до одного і до напрямку поширення хвилі (Рис. 23.5).

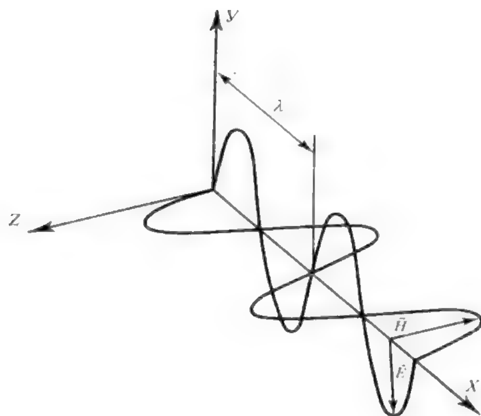


Рис. 23.5. **Світло як поперечна електромагнітна хвиля, що поширюється у просторі у вигляді взаємозв'язаних коливань електричних і магнітних полів, вектори напруженості яких $\vec{E}$ і $\vec{H}$ завжди перпендикулярні один до одного і до напрямку поширення хвилі**

тобто, світло – це *поперечна* електромагнітна хвиля. Швидкість поширення світла у вакуумі становить $c = 3 \cdot 10^8$ м/с (точне значення $c = 2{,}99792458 \cdot 10^8$ м/с).

23.4.2. Інтерференція світла

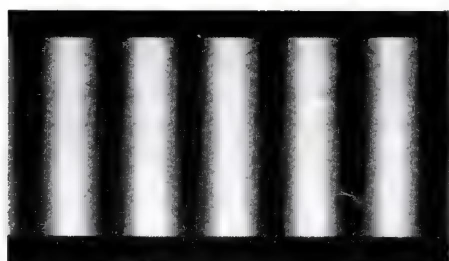
Інтерференція світла – це просторовий перерозподіл енергії світлового випромінювання у разі накладання двох або декількох світлових хвиль.

Необхідною умовою інтерференції світлових хвиль є їх *когерентність* – узгоджене протікання у часі і просторі кількох хвильових процесів. Коливання називають *когерентними*, якщо різниця їх фаз залишається постійною (або закономірно змінюється) у часі. Типову інтерференційну картину показано на рис. 23.6.

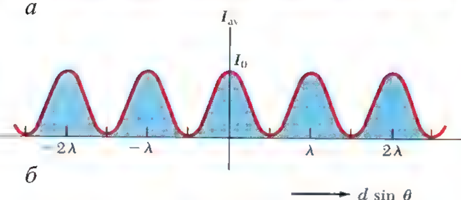
Дослід Юнга. У 1801 р. Томас Юнг уперше спостерігав явище інтерференції за допомогою такого досліду (рис. 23.7): джерелом світла є яскраво освітлена щілина S_0, від якої світлова хвиля падає на дві вузькі рівновіддалені щілини S_1 і S_2, які відіграють роль джерел когерентних коливань. На екрані спостерігають інтерференційну картину. Видно, що промені проходять до певної точки на екрані неоднакові шляхи, різниця між якими дорівнює:

$$\delta = r_2 - r_1 = d\sin\theta, \qquad (23.5)$$

де d – відстань між щілинами; θ – кут, під яким спостерігається інтерференція в точці P.



а



б

Рис. 23.6. **Інтерференція світла**: *а* – інтерференційна картина, *б* – розподіл інтенсивності світла під час інтерференції (пояснення в тексті)

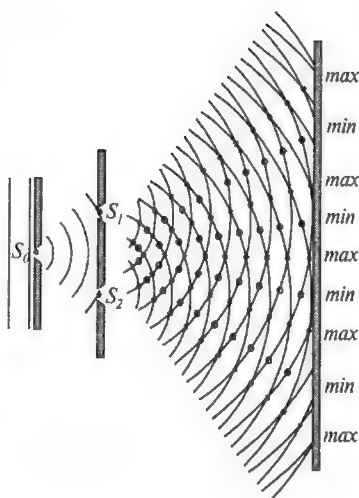


Рис. 23.7. **Дослід Юнга**

Умовою спостереження підсилення світла внаслідок інтерференції (максимуму інтерференції) є співвідношення:

$$\delta = d\sin\theta = (2m + 1)\frac{\lambda}{2}, (m = 0; \pm1; \pm2;\ldots), \qquad (23.6)$$

де m – число (порядок інтерференційної смуги).

Умовою спостереження послаблення світла внаслідок інтерференції (мінімуму інтерференції) є співвідношення:

$$\delta = d\sin\theta = m\,\lambda, (m = 0; \pm1; \pm2;\ldots). \qquad (23.7)$$

Принцип Гюйгенса. Кожний елемент поверхні, якого досягла в даний момент хвиля, є центром вторинних елементарних хвиль, обвідна яких буде хвильовою поверхнею в наступний момент часу (рис. 23.8).

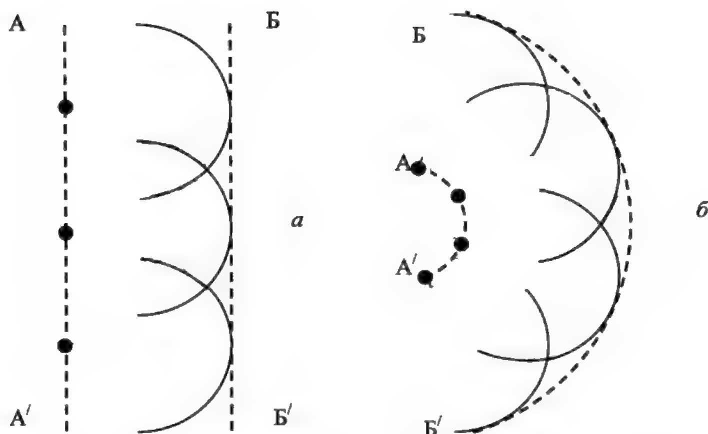


Рис. 23.8. **Принцип Гюйгенса**: *а* ~ плоска хвиля; *б* – сферична хвиля.

Тут: $АА^{/}$ – первинний фронт хвилі; $ВВ^{/}$ – вторинний фронт хвилі.

Спостерігати інтерференцію світла можна за допомогою дзеркал Френеля, біпризми Френеля, тонких плівок, інтерферометра Майкельсона (Посудін, 2008).

23.4.3. Дифракція світла

Дифракція світла – явище огинання променями світла непрозорих тіл і проникнення світла в область геометричної тіні. Дифракція відбувається, якщо світло проходить через маленькі отвори навколо невеличких перешкод або біля різких меж (рис. 23.9). Перша кількісна теорія дифракції світла була розвинена Френелем, який пояснив її як результат інтерференції вторинних хвиль (так званий *принцип Гюйгенса-Френеля*). Розрізняють *дифракцію Фраунгофера* в паралельних променях світла (рис. 23.10,*а*) та *дифракцію Френеля* в непаралельних променях (рис. 23.10,*б*). Обидва типи дифракції відрізняються характером *дифракційної картини* – розподілом світла, пов'язаним з чергуванням світлих і темних ділянок на екрані.

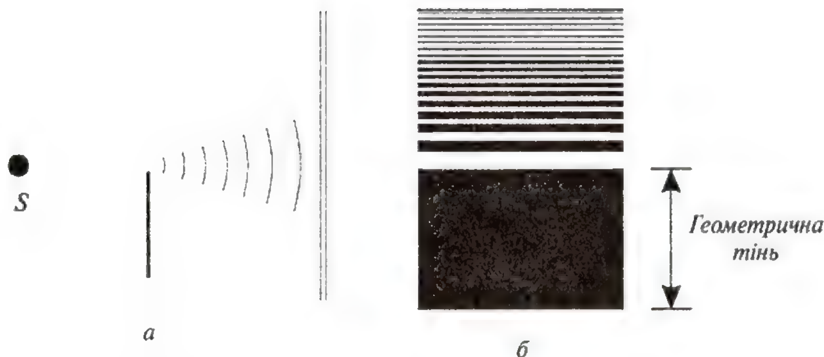


Рис. 23.9. **Дифракція світла**: *а* – проходження світла біля різких меж, що супроводжується дифракцією; *б* – дифракційна картина

Рис. 23.10. **Типи дифракції:** *а* – дифракція Фраунгофера паралельного пучка світла на щілині; *б* – дифракція Френеля світлового пучка, що розходиться на щілині

Рис. 23.11. **Механізми дифракції: умови спостереження дифракційних мінімумів** (*а*) **та максимумів** (*б*)

Розглянемо паралельний промінь, який падає нормально на щілину шириною *b*. Відповідно до принципу Гюйгенса, кожна точка щілини є вторинним джерелом хвиль, які коливаються в одній фазі. Розглянемо хвилі *1* і *2* (рис. 23.11). Якщо вони знаходяться у протифазі, вони компенсують одна одну і на екрані спостерігається мінімум дифракції. Такі міркування можна застосувати до хвиль $1'$ і $2'$ та до всіх пар хвиль, фази яких протилежні. Умова дифракційного мінімуму матиме вигляд:

$$b\sin\theta = m\lambda; \quad m = \pm 1; \pm 2; \pm 3; \ldots, \qquad (23.8)$$

де θ – кут спостереження дифракційного мінімуму *m*-го порядку.

Якщо хвилі *1* і *2* коливаються у фазі, на екрані спостерігається дифракційний максимум, умовою якого є:

$$b\sin\theta = (2m + 1)\,\lambda/2; \; m = \pm 1 ; \pm 2 ; \pm 3 ; \ldots. \qquad (23.9)$$

Вимірювання відстані між дифракційними мінімумами або максимумами дає можливість оцінити розміри тіл, на яких дифрагує світло.

23.4.4. Дифракційна решітка

Дифракційна решітка – це оптичний прилад, що являє собою періодичну структуру з великою кількістю регулярно розташованих елементів, на яких відбувається дифракція світла. Такими елементами можуть бути штрихи, що нанесені механічним, фотографічним або голографічним методами на плоску або ввігнуту пластину. Кількість штрихів на міліметр коливається від 300 до 6000 для видимої та ультрафіолетової областей спектра.

Найпростіша дифракційна решітка являє собою систему з *N* однакових по ширині і паралельних одна одній щілин, що лежать в одній площині і розділені непрозорими проміжками, однаковими за розмірами (рис. 23.12). Якщо ширина щілини *b*, а розмір проміжку *a*, то величина $d = a + b$ називається *періодом* дифракційної решітки. Період *d* пов'язаний з кількістю *N* штрихів співвідношенням:

$$d = 1/N. \qquad (23.10)$$

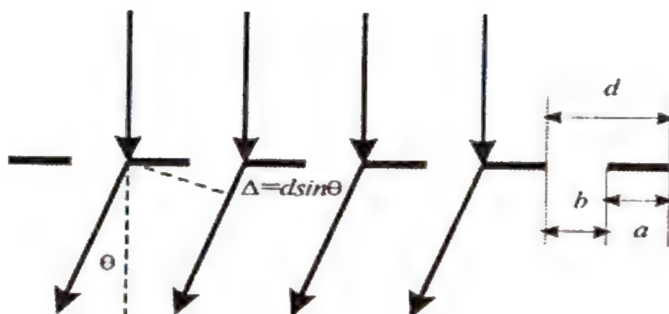


Рис. 23.12. **Дифракційна решітка**

Якщо світло падає нормально на поверхню дифракційної решітки, то положення дифракційних максимумів на екрані можна знайти за допомогою *рівняння дифракційної решітки*:

$$d\sin\theta = m\lambda, \qquad (23.10)$$

де θ – кут спостереження дифракційного максимуму m-го порядку.

Якщо світло падає під кутом θ_i до площини дифракційної решітки, рівняння має вигляд:

$$d(\sin\theta + \sin\theta_i) = m\lambda. \qquad (23.11)$$

Характер дифракційної картини, одержаної за допомогою дифракційної решітки, показано на рис. 23.13.

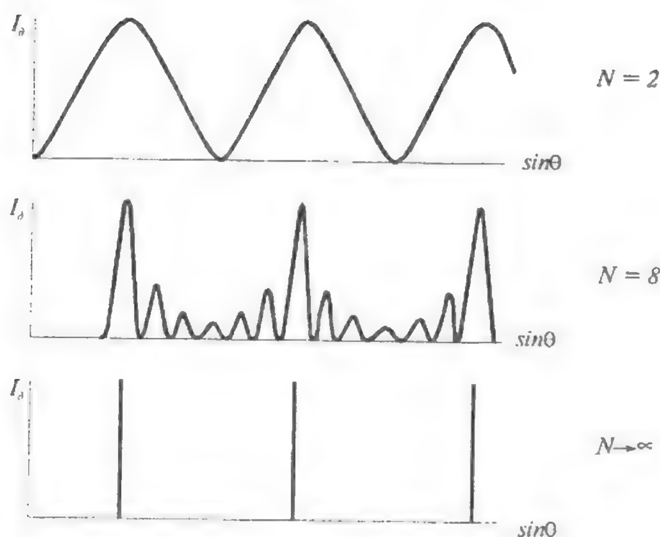


Рис. 23.13. **Залежність характеру дифракційної картини від кількості штрихів *N***

Контрольне завдання

Випромінювання гелій-неонового лазера з довжиною хвилі 632,8 нм падає нормально на поверхню дифракційної решітки, кількість штрихів на поверхні якої становить 6000 см$^{-1}$. Знайти кут, під яким спостерігається дифракційний максимум першого порядку.

Відповідь: 22,31^0.

23.4.5. Дисперсія світла

Дисперсія світла – це залежність показника заломлення n речовини від частоти ν (довжини хвилі λ) світла. На рис. 23.14 показано, як змінюється показник заломлення різних оптичних матеріалів зі зміною довжини хвилі. Якщо показник заломлення зменшується зі збільшенням довжини хвилі, такий характер залежності $n(\lambda)$ називається *нормальною* дисперсією; в протилежному випадку дисперсія називається *аномальною*.

Якщо пропустити біле світло через скляну призму, то внаслідок дисперсії відбувається розкладання світла в спектр (який називається *дисперсійним*), причому фіолетовий промінь заломлюється сильніше, ніж червоний (рис. 23.15). Величина, що показує як швидко змінюється показник заломлення з довжиною хвилі, називається *дисперсією речовини*:

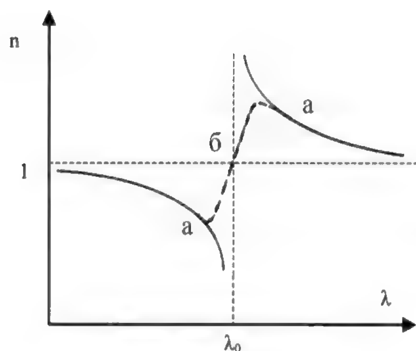


Рис. 23.14. **Залежність показника заломлення від довжини світлової хвилі**: а – аномальна дисперсія; б – нормальна дисперсія

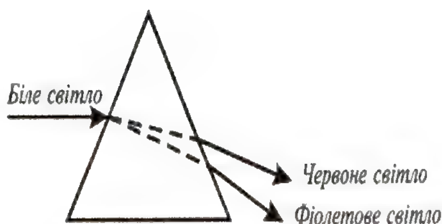


Рис. 23.15. **Розкладання світла в спектр під час проходження через призму**

$$D = dn/d\lambda. \qquad (23.12)$$

На використанні явища нормальної дисперсії основана дія призматичних спектральних приладів.

23.4.6. Поляризація світла

Поляризація світла – явище упорядкування напрямку коливання вектора $\vec{E}$ напруженості електричного поля світлової хвилі. Таким чином, поляризація світла описує поперечну анізотропію світлових хвиль, тобто нееквівалентність різних напрямків у площині, перпендикулярній світловому променю.

Для опису явища поляризації світла, яке являє собою електромагнітну хвилю, достатньо аналізувати поведінку одного з векторів $\vec{E}$ і $\vec{H}$ – звичайно вибирають вектор $\vec{E}$.

Будь-яке джерело світла складається з великої кількості елементарних випромінювачів (атомів, молекул); просторова орієнтація век-торів $\vec{E}$ в кожний момент часу характеризуються хаотичним розподілом. Світло, яке випромінюється такими джерелами, називається *неполяризованим* (рис. 23.16, *а*).

Якщо вектор $\vec{E}$ коливається в одній площині, світло називається *лінійно поляризованим* (рис. 23.16, *б*).

Якщо вектор $\vec{E}$ коливається в одній площині так, що кінець вектора $\vec{E}$ описує коло, таке світло називається *циркулярно поляризованим* (рис. 23.16, *в*).

Проміжний випадок (між лінійною та циркулярною поляризацією), коли кінець вектора $\vec{E}$ описує еліпс, відповідає *еліптично поляризованому* світлу (рис. 23.16, *г*).

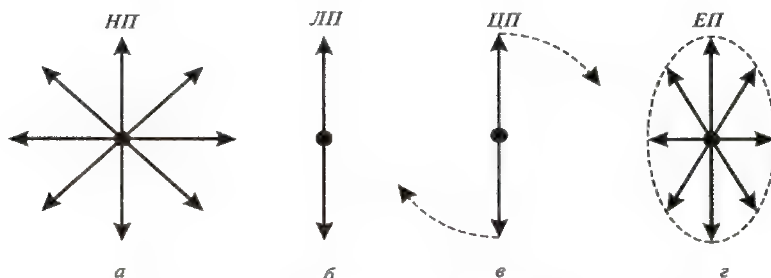


Рис. 23.16. **Схематичне зображення поведінки вектора $\vec{E}$ напруженості електричного поля світлової хвилі**: *а* – неполяризоване світло (НІГ); *б* – лінійно поляризоване світло (ЛІТ); *в* – циркулярно поляризоване світло (ЦП); *г* – еліптично поляризоване світло (ЕП)

Умовно неполяризоване світло зображується як сукупність векторів $\vec{E}$, що коливаються в площині падіння світлового променя та перпендикулярно їй (рис. 23.17,*а*,*б*), а поляризоване світло – як сукупність векторів $\vec{E}$, що коливаються або в площині падіння, або перпендикулярно їй (рис. 23.17, *в*, *г*).

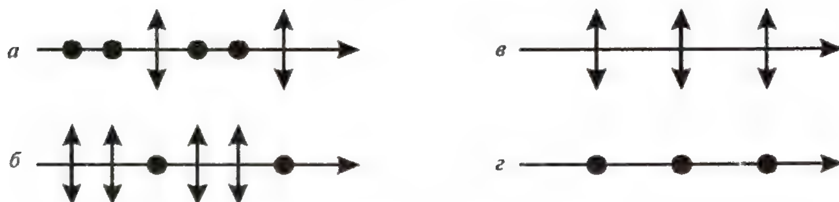


Рис. 23.17. **Схематичне зображення типів поляризації**: *а, б* – частково поляризоване світло; *в,г* – лінійно поляризоване світло

Методи одержання поляризованого світла освітлено в роботі (Посудін, 2008).

23.4.7. Оптична активність речовини

Оптична активність – це здатність речовини повертати площину поляризації поляризованого світла, яке проходить через речовину. Оптично активними є деякі кристали (кварц) та розчини деяких речовин (цукру, скипидару, білків, нуклеїнових кислот). Для оптично активних розчинів кут повертання φ площини поляризації залежить від концентрації C розчину та товщини l шару речовини, через який проходить світло:

$$\varphi = \alpha C l, \qquad (23.13)$$

де α – питома оптична активність, яка вимірюється в *град·м³/кг·м*. Питома оптична активність залежить від природи речовини, температури і довжини світлової хвилі λ. Залежність α від λ називається *спектром дисперсії оптичного обертання*. Залежно від знака α розрізняють *правообертальні* (α>0) та *лівообертальні* (α<0) оптично активні речовини. Право- і лівообертальні оптично активні речовини неоднаково поглинають оптичне випромінювання, внаслідок цього лінійно поляризоване світло перетворюється після проходження розчину в еліптично поляризоване. Це явище називається *круговим дихроїзмом.*

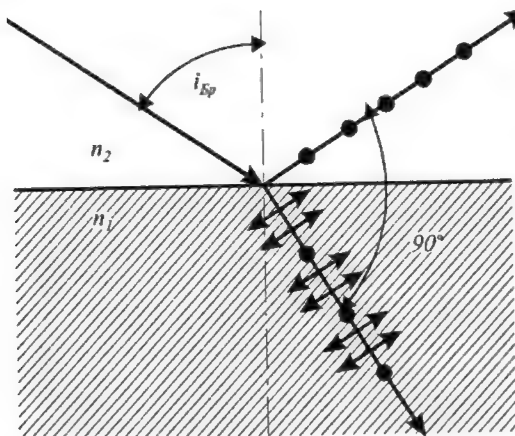


Рис. 23.18. **Поляризація світла під час відбивання від межі поділу двох середовищ**

Явище оптичної активності лежить в основі приладу для точного вимірювання концентрацій розчинів – *поляриметра*. Він складається з джерела світла *S*, поляризатора, що має дві поляризаційні призми – $П_1$ і $П_2$, кювети *К* з розчином, аналізатора *А*, системи *СВ* відліку кута повертання та світлових фільтрів *Ф* (рис. 23.19,*а*). Конструкція приладу передбачає розділення світлового потоку на дві частини – одна проходить через поляризаційну призму $П_1$, а друга – через обидві призми $П_1$ і $П_2$. Призма $П_2$ зумовлює додаткове повертання площини поляризації світла. Аналізатор *А* може бути настроєний на повне затемнення або першої, або другої половини світлового потоку. Тому в окулярі системи відліку можна

побачити дві половини поля зору з різним рівнем освітленості (рис.23.19, *б*). Якщо аналізатор знаходиться у проміжному положенні і пропускає коливання, перпендикулярні бісектрисі кута, який зумовлений додатковим повертанням площини поляризації призмою $П_2$, то обидві половини поля зору набувають однакової освітленості. Внаслідок розміщення кювети *К* з розчином, концентрацію якого визначають, умова однакової освітленості порушується; для її встановлення необхідно повернути аналізатор *А* на кут φ.

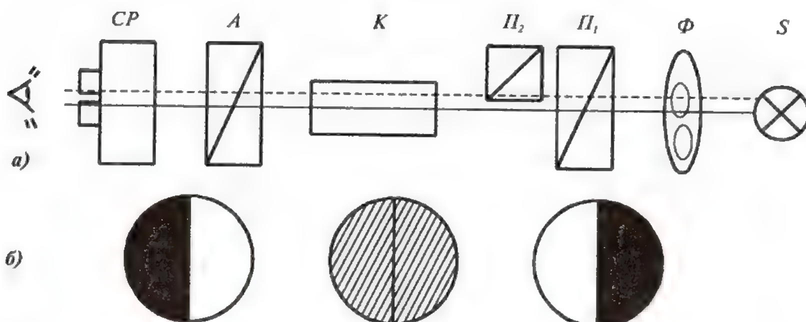


Рис. 23.19. **Поляриметр**: *а* – будова приладу; *б* – різні рівні освітленості двох половин зору поляриметра (пояснення в тексті)

Методика вимірювань передбачає визначення кута φ_0 повертання площини поляризації світла розчином з відомою концентрацією *С*, потім – кута φ_x повертання площини поляризації світла розчином з невідомою концентрацією C_x, звідки невідому концентрацію визначають за виразом:

$$C_x = C\frac{\varphi_x}{\varphi_0}. \tag{23.14}$$

Приклад

Визначити концентрацію цукру в розчині, якщо в трубці поляриметра довжиною 20 см кут обертання площини поляризації становить 40^0. Питома оптична актив-ність цукру дорівнює 66,5 град $\cdot$см^3/(г $\cdot$дм).

Розв´язання

Визначаємо концентрацію цукру з рівняння (23.13): $C = \dfrac{\varphi}{\alpha l}$.

Підставляємо числові значення:

$$C = \frac{40 град}{66{,}5 град \cdot см^3 / (г \cdot дм) \cdot 2{,}0 дм} = 0{,}3\ г{\cdot}см^3.$$

23.4.8. Розсіювання світла

Розсіювання світла – це зміна характеристик потоку оптичного випромінювання (світла) при його взаємодії з речовиною, в результаті якого відбувається просторовий розподіл інтенсивності, частотного спектра, поляризації світла. Розсіювання називається *пружним*, якщо частоти падаючого і розсіяного випромінювань однакові. Є три типи пружного розсіювання – *Релея, Дебая* та *Мі*. Конкретний тип розсіювання визначається співвідношенням між показниками заломлення частинок n_p, що розсіюють, навколишнього середовища n_c, розмірами частинок d та довжиною світлової хвилі λ (табл. 23.1).

23.1. **Залежність типу розсіювання від показників заломлення частинок n_p, що розсіюють, навколишнього середовища n_c, розмірів частинок d та довжини світлової хвилі λ**

Тип розсіювання	Показники заломлення	Співвідношення між розмірами частинок та довжиною світлової хвилі
Релеєвське	$(n_p/n_c-1) << 1$	$d < 0{,}05\ \lambda$
Дебаєвське	$(n_p/n_c-1) \approx 0{,}1$	$0{,}05\ \lambda < d < \lambda$
Мі	$(n_p/n_c-1) >> 0$	$d > \lambda$

Розсіювання Релея виникає за рахунок зміщення зв'язаних електронів під впливом електричного поля, що падає на молекулу. Це поле сприяє утворенню диполя, який коливається і висилає електромагнітне випромінювання такої ж частоти. Розсіювання Релея характеризується 'тим, що інтенсивність розсіяного випромінювання змінюється залежно від четвертого ступеня довжини світлової хвилі. Саме такою залежністю можна пояснити природний блакитний колір неба, який отримується за рахунок відбивання сонячного світла від частинок пилу і водяної пари, присутніх в атмосфері. Частинки молока відбивають та розсіюють світло, через що колір молока здається білим. У видимій області спектра є суттєва залежність інтенсивності розсіяного випромінювання від довжини хвилі; в області більше 1 мкм цим типом розсіювання можна знехтувати.

Розсіювання Мі відбувається на частинках великих розмірів і супроводжується виникненням інтерференції світла, що призводить до появи інтерференційної картини і суттєвої зміни діаграми кутового розподілу розсіяного світла.

Розсіювання Дебая відповідає проміжному випадку між двома попередніми типами розсіювання – Релея і Мі (рис. 23.20). Аналіз характеру розсіювання Дебая і Мі лежить в основі *нефелометрії* і *турбідиметрії*-техніки визначення розмірів частинок, суспендованих у рідині.

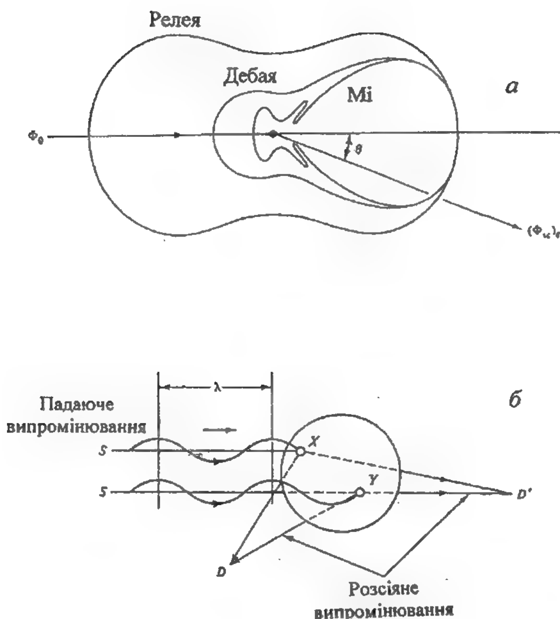


Рис 23.20. **Розсіювання оптичного випромінювання**: *а* – кутовий розподіл інтенсивності випромінювання для розсіювання Релея, Дебая та Мі; *б* – інтерференція світла під час розсіювання на частинці великого розміру

Розсіювання світла, що супроводжується помітною зміною довжини розсіяного світла, називається *комбінаційним (раманівським).*

235. Квантова оптика

23.5.1. Квантова природа світла

Квантова оптика розглядає оптичні явища, в яких вивчається квантова природа світла. Основні ідеї квантової теорії були розроблені в період з 1900 до 1930 рр. Згідно з гіпотезою М. Планка, енергія випромінюється не безперервно, а дискретно, тобто певними порціями – *квантами*. Енергія кванта дорівнює:

$$E = h\nu, \qquad (23.15)$$

де $h = 6{,}63 \cdot 10^{-34}$ Дж·с – стала Планка; ν – частота випромінювання.

У 1905 р. А. Ейнштейн розробив квантову теорію фотоефекту, в якій він припустив, що світло не лише поглинається та випромінюється, а й поширюється квантами, тобто світло можна уявити як потік світлових квантів – *фотонів.* Варто відзначити, що в цій теорії зберігаються риси як хвильових, так і корпускулярних поглядів на природу світла.

23.5.2. Фотоелектричний ефект

Явище виривання електронів з речовини під впливом світла називається *фотоелектричним ефектом*.

Схему експериментального приладу, за допомогою якого спостерігають фотоелектричний ефект (фотоефект), зображено на рис. 23.21. Скляний або кварцовий балон містить два металевих електроди, один з яких (катод) з′єднаний з негативним полюсом джерела струму, а інший (анод) – з позитивним. Коли балон знаходиться у темряві, струм в електричному колі, який фіксується амперметром, дорівнює нулю. Під час освітлення катода з нього вириваються електрони, які прямують до анода – в колі виникає електричний струм (*фотострум*).

Закон збереження енергії для процесу взаємодії фотона з електроном під час фотоефекту (рис. 23.22) описується *рівнянням Ейнштейна*:

$$h\nu = A + \frac{m\upsilon^2}{2}, \qquad (23.16)$$

де A – робота виходу електрона з речовини; $\frac{m\upsilon^2}{2}$ – кінетична енергія електрона.

Робота виходу A залежить від природи речовини та стану її поверхні. Мінімальна енергія фотона, яка достатня для одержання фотоефекту, дорівнює:

$$h\nu_{min} = A. \qquad (23.17)$$

З врахуванням того, що $\nu = \frac{c}{\lambda}$ (де c – швидкість світла; λ – довжина світлової хвилі), рівняння (20.33) можна переписати так:

$$h\frac{c}{\lambda_{\max}} = A\,. \qquad (23.18)$$

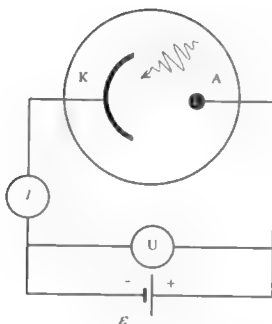


Рис. 23.21. **Схема експериментального приладу, за допомогою якого спостері-гають явище фотоефекту**:
А – анод, К – катод

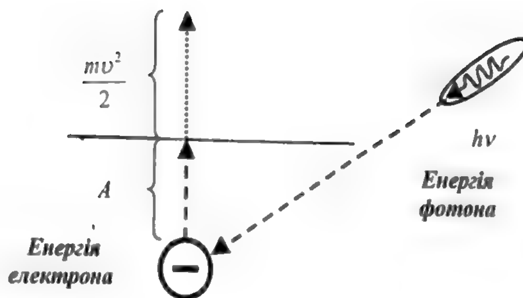


Рис. 23.22. **Закон збереження енергії під час взаємодії фотона з електроном**

Оскільки у видимому діапазоні максимальній довжині хвилі відповідає червоний колір, довжина хвилі λ_{max}, що входить у рівняння (23.18), називається *червоною межею фотоефекту*.

Приклад

Натрієва поверхня опромінюється світлом, довжина якого становить 300 нм. Визначити кінетичну енергію електрона, що виривається з поверхні внаслідок фотоефекту, якщо робота виходу дорівнює 2,46 еВ.

Розв´язання

Енергія електрона визначається за допомогою рівняння (23.16) :

$$E = \frac{mv^2}{2} = h\nu - A = h\frac{c}{\lambda} - A = (6{,}626\cdot10^{-34}\text{ Дж·с})(3\cdot10^{8}\text{ м·с}^{-1})/(300\cdot10^{-9}\text{ м}) - 2{,}46\text{ еВ} =$$

$$= 6{,}63\cdot10^{-19}\text{ Дж}/(1{,}6\cdot10^{-19}\text{ Дж/еВ}) - 2{,}46\text{ еВ} = 4{,}14\text{ еВ} - 2{,}46\text{ еВ} = 1{,}68\text{ еВ}.$$

Контрольне завдання

Користуючись умовою попередньої задачі, визначити червону границю фотоефекту.

Відповідь: 505 нм.

23.5.3. Лазер та принцип його дії

Принцип дії лазера. Пристрій, який генерує когерентні електромагнітні хвилі за рахунок стимульованого випромінювання світла активним середовищем, що міститься в оптичному резонаторі, називається *лазером.* Принцип дії лазера пояснюється англійською фразою «***L****ight* ***A****mplification by* ***S****timulated* ***E****mission of* ***R****adiation*»; *LASER,* таким чином, є абревіатурою словосполучення англійською

мовою, яке означає *«посилення світла через стимульоване випромінювання»*.

У 1913 р. датський фізик Н. Бор ввів два припущення для пояснення стійкості атома та спектральних закономірностей, які одержали назву *постулатів Бора*. Згідно з ними існують стаціонарні стани атома, які відповідають дискретному ряду дозволених значень E_i (i=1,2,3…) його енергій. Зміна цієї енергії пов'язана з квантовим (стрибкоподібним) переходом з одного стаціонарного стану в інший; умова частот електромагнітного випромінювання під час квантового переходу атома зі стану з енергією E_i у стан з енергією E_j має вигляд:

$$E_i - E_j = h\nu. \qquad (23.19)$$

Розглянемо дворівневу енергетичну структуру атома. Рівень E_0 називається *основним*, тоді як рівень E_1 – *збудженим*. Атоми знаходяться у збудженому стані близько 10^{-8} с, після чого залишають рівень E_1. Система збуджених атомів також буде переходити на основний рівень з випромінюванням фотонів; але процес цей є хаотичний і всі фотони, що випромінюються, відрізняються своїми напрямками і фазами (Рис. 23.23). Таке випромінювання неупорядкованих (некогерентних) фотонів називається *спонтанним*.

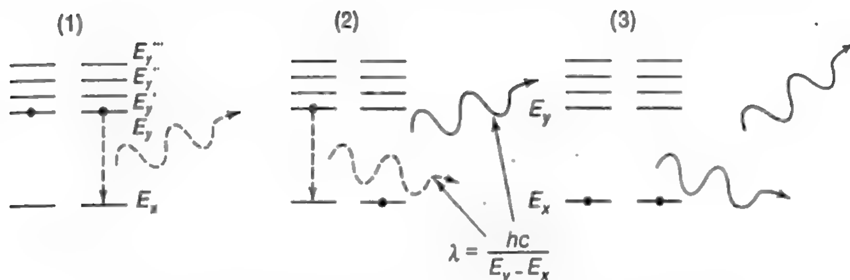


Рис. 23.23. **Спонтанне випромінювання фотонів атомами, які знаходяться у збудженому стані** (пояснення в тексті)

Якщо атом перебуває в збудженому стані E_1 і на нього діє зовнішній фотон з енергією $h\nu = E_1 - E_0$, то фотон стимулюватиме перехід атома з рівня E_1 на рівень E_0 із випромінюванням нового фотона з такою ж енергією $h\nu$. Причому, напрямки поширення і фази обох фотонів однакові, тобто вони є когерентними (Рис. 23.24). Таке випромінювання називається *стимульованим*. Результатом

стимульованого випромінювання є збільшення кількості фотонів, тобто посилення світла.

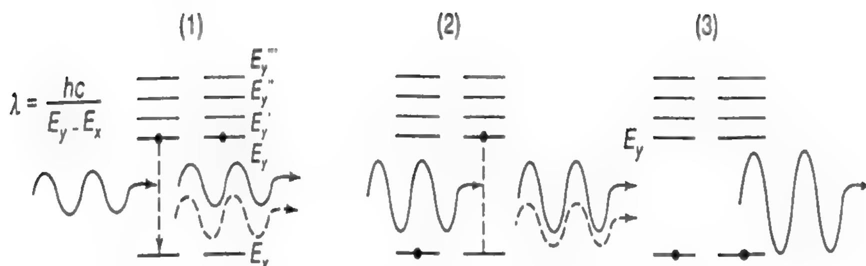


Рис. 23.24. **Стимульоване випромінювання фотонів атомами, які знаходяться у збудженому стані** (пояснення в тексті)

Будова лазера. Лазер складається з трьох основних компонентів – активного середовища, джерела накачування та оптичного резонатора (Рис. 23.25). *Активним середовищем* можуть бути кристалічні або склоподібні матеріали, рідинні середовища, гази чи суміші газів, напівпровідники. *Джерелом оптичного накачування* можуть бути потоки сфокусованого світла, електричні розряди, пучки електронів тощо. *Оптичний резонатор* – це пристрій, в якому можуть збуджуватися стоячі або біжучі електромагнітні хвилі оптичного діапазону. Складається оптичний резонатор, як правило, з двох дзеркал.

Інверсія заселеності. Для того, щоб випромінювання мало перевагу над поглинанням, слід забезпечити так звану *інверсію заселеності* – збільшення кількості збуджених атомів порівняно з тими, що знаходяться в основному стані. Для реалізації інверсії заселеності здійснюють *оптичне накачування.* Якщо звичайно кількість атомів в основному стані перевищує кількість збуджених атомів (рис.23.26,*а*), то під впливом накачування ситуація змінюється (рис. 23.26,*б*).

Формування лазерного променя. Після того, як у результаті накачування в активному середовищі реалізується інверсія заселеності, збуд-жені атоми переходять в основний стан, що супроводжується випромінюванням фотонів. Фотони, які поширюються паралельно поздовжній осі оптичного резонатора, зазнають багаторазового відбивання від дзеркал; під час проходження через активне середовище вони стають джерелом стимульованого випромінювання. Фотони, які поширюються під кутом до осі оптичного резонатора, залишають його. Багаторазові акти стимульованого випромінювання сприяють генерації

оптичного випромінювання. Довжина хвилі лазерного випромінювання визначається структурою енергетичних рівнів активного середовища лазера та наявністю серед них довгоіснуючих рівнів.



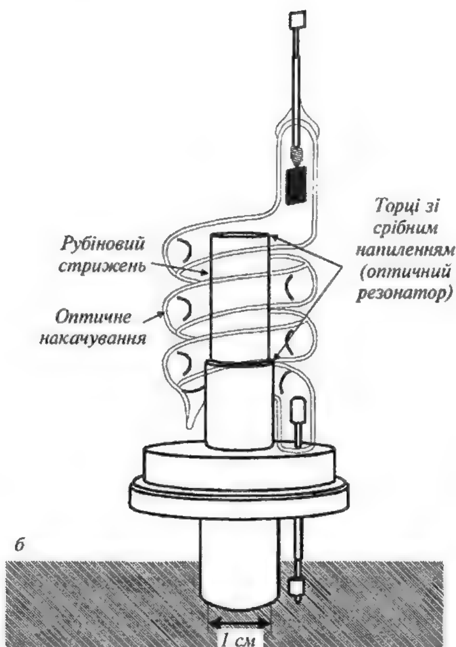


Рис. 23.25. **Лазер:**
а – будова лазера
б – зовнішній вигляд першого лазера на рубіні

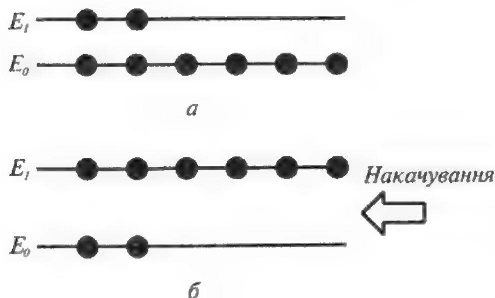


Рис. 23.26. **Інверсія заселеності:** *а* – заселеність рівнів у звичайному стані, *б* – нерівноважний стан речовини під впливом накачування

Розглянемо рух трьох фотонів, що утворилися за рахунок спонтанних процесів (рис. 23.27). Фотон *1* покидає оптичний резонатор; фотон *2* відбивається від правого дзеркала і теж зникає. Фотон *3*, який поширюється паралельно поздовжній осі лазера, відбивається від правого дзеркала, рухається у протилежному

напрямку і взаємодіє з частинкою *А*, що знаходиться у збудженому стані під впливом накачування.
Ця частинка бере участь у стимульованому випромінюванні. Таким чином, наслідком взаємодії фотона *3* з частинкою *А* буде поява двох когерентних фотонів *4* і *5*, які після відбивання від лівого дзеркала взаємодіють зі збудженими частинками *Б* і *В*, внаслідок чого надалі поширюються когерентні фотони, що утворюють лазерне випромінювання.

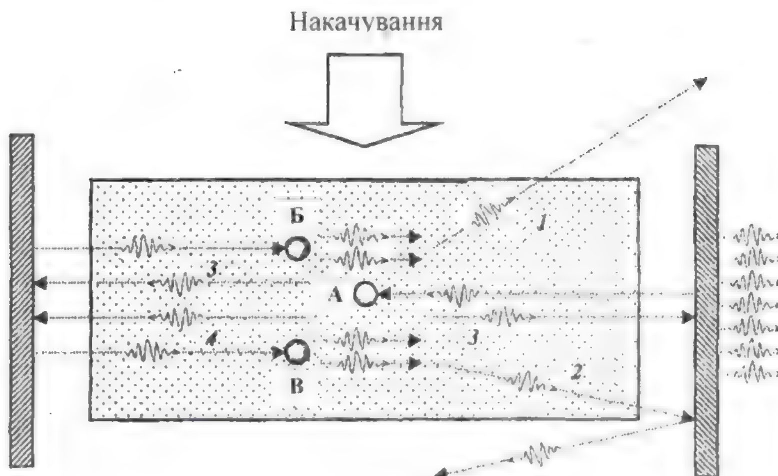


Рис. 23.27. **Процеси, що відбуваються в активному середовищі лазера під впливом накачування** (пояснення в тексті)

Отже, врешті-решт, після багаторазових взаємодій фотонів, що рухаються вздовж активної речовини зі збудженими за рахунок накачування частинками виникає потік когерентних фотонів, які проникають через частково прозоре дзеркало $Д_2$ і формують лазерний промінь.

Таким чином, для реалізації дії лазера слід виконати такі умови: 1 – забезпечити інверсію заселеності; 2 – збуджений стан системи має бути *метастабільним*, час життя якого значно більший порівняно зі звичайними короткочасними збудженими станами; саме через це стимульоване випромінювання переважатиме спонтанне випромінювання; 3 – фотони, що випромінюються, повинні бути

обмеженими достатньо довгою системою двох дзеркал (оптичним резонатором) для реалізації процесу стимулювання цими фотонами інших збуджених атомів.

23.5.4. Характеристики лазерного випромінювання

Лазерному випромінюванню притаманні такі характеристики:

• *Інтенсивність випромінювання* – повний потік енергії випромінювання, який проходить за одиницю часу через одиничну площу у напрямку нормалі до неї і розрахований на одиницю тілесного кута. Висока інтенсивність лазерного випромінювання пов'язана зі здатністю лазера концентрувати світлову енергію у просторі. Так, інтервал інтенсивності сучасних потужних лазерів становить 10^6–10^{10} Вт/см^2.

• *Монохроматичність* – здатність лазера випромінювати на одній певній і постійній частоті. Ширина лазерної лінії може становити 0,1–1 нм; отже монохроматичність становитиме $\Delta\nu/\nu = 10^{-12}$–10^{-13}.

• *Когерентність* – узгоджене протікання у часі та просторі декількох коливальних або хвильових процесів, яке проявляється у процесі накладання. З когерентністю пов'язана висока направленість лазерного випромінювання. Ця властивість лазерного випромінювання пояснюється тим, що у формуванні променя беруть участь лише ті фотони, які рухаються вздовж осі лазера. Спрямованість лазерного випромінювання характеризується поширенням його у межах тілесного кута – кута розбіжності.

• *Розбіжність лазерного випромінювання.* Лазерний промінь характеризується гаусовим розподілом профілю інтенсивності у поперечному перерізі. Радіус променя ω визначається як відстань у поперечному напрямку від осі променя до точки, в якій інтенсивність зменшується в $1/e^2$ величини, яку вона має на осі (рис. 23.28). Розмір поперечника променя ω(z) на відстані z від найбільш вузького поперечника променя визначається за виразом:

$$\omega(z) = \omega_0 \sqrt{1 + (\lambda z / \pi\omega_0^2)^2}, \qquad (23.20)$$

де ω_0 – радіус найвужчої частини променя; λ – довжина хвилі.

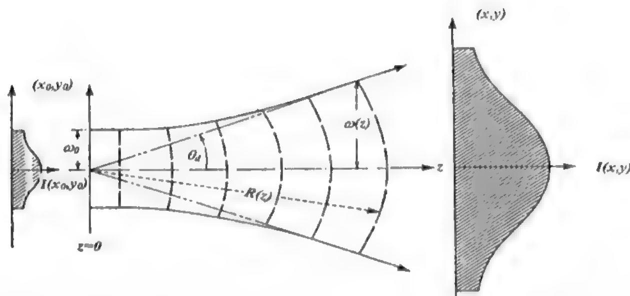


Рис. 23.28. **Гаусовий розподіл профілю інтенсивності в поперечному перерізі лазерного променя: радіус променя ω визначається як відстань у поперечному напрямку від осі променя до точки, в якій інтенсивність зменшується в $1/e^2$ величини, яку вона мала на осі**

Промінь розходиться з відстанню; кут θ розбіжності променя визначається за виразом:

$$\theta = \omega(z)/z = \lambda/\pi\omega_0 . \qquad (23.21)$$

Для газових лазерів $\theta \approx 10'$; для твердотільних – $\theta \approx 10'$–$40'$; для напівпровідникових – $\theta \approx 30^0$.

Приклад

Розрахувати діаметр неколімованого лазерного променя діаметром 1 мм на поверхні перистих хмар, висота яких становить 10 км, якщо розбіжність лазерного променя дорівнює 10^{-3} радіан.

Розв´язання

Підставляємо у рівняння (26.2) числові дані:

$\omega(z) = \omega_0 \sqrt{1 + (\lambda z / \pi\omega_0^2)^2} = 5\cdot10^{-4}$ м$[(1 + (633\cdot10^{-9}$ м$\cdot10^4$ м$)/(3{,}14\cdot25\cdot10^{-8}$ м$^2)]^{1/2}$ =

$= 5\cdot10^{-4}$ м $[1 + 6{,}33\cdot10^{-3}/78{,}5\cdot10^{-8}]^{1/2} = 5\cdot10^{-4}$ м $\cdot90 = 450\cdot10^{-4}$ м = 0,45 м.

Контрольне завдання

Розбіжність лазерного випромінювання може бути значно зменшена за допомогою *коліматора*, який являє собою дві послідовно розміщені лінзи з фокусними відстанями f_1 і f_2, причому фокуси обох лінз знаходяться в одній точці. Діаметр колімованого променя визначається за виразом: $D_q = (f_2 / f_1)\ D_i$, де D_0 – діаметр неколімованого променя. Основним наслідком колімування лазерного променя є зменшення розбіжності до рівня $\theta_0 = (f_1 / f_2)\ \theta_i = (D_1 / D_2)\theta_i$.

Розрахувати діаметр неколімованого лазерного променя діаметром 1 мм на поверхні Місяця (відстань до якого від Землі становить L =384400 км). Розбіжність лазерного променя дорівнює 10^{-3} радіан.

Імпульсний режим роботи. Лазери останніх поколінь здатні генерувати ультракороткі імпульси, тривалість яких досягає сотень

фемтосекунд (1 фемтосекунда дорівнює 10^{-15} с). За допомогою таких приладів можна досліджувати короткотривалі процеси.

Плавне перестроювання частоти. Деякі типи лазерів мають можливість плавно перестроювати частоту в широкому спектральному діапазоні. Серед лазерів, частота яких плавно перестроюється, слід відзначити лазери із перевертанням спіну, параметричний генератор світла, хвильоводний лазер високого тиску, лазери на барвниках, напівпровідникові лазери, ексимерні лазери. Розробка лазерів з частотою, яка перестроюється, та розширення діапазону частот, який перекривається лазерами, є одним з найважливіших завдань сучасної спектроскопії.

Характеристики основних типів лазерів наведено у табл. 26.1.

26.1. **Основні типи лазерів**

Тип лазера	Довжина хвилі	Активне середовище	Потужність
He:Cd	325,0 нм; 442,0 нм	Газовий	50 –150 мВт
Ar	488,0 нм; 514,5 нм	Газовий	20 Вт
Kr	413,1 нм; 530,9 нм; 647,1 нм	Газовий	5 Вт
Лазери на барвниках	400–1000 нм	Рідкі барвники	2 Вт
He:Ne	632,8 нм	Газовий	50 мВт
GaAlAs	750–900 нм	Напівпровідниковий	100 мВт
Nd:YAG	1,06 мкм	Твердотільний	600 Вт
HF	2,6–3,0 мкм	Хімічний	150 Вт
CO_2	10,6 мкм	Газовий	100 Вт

23.5.5. Фокусування лазерного випромінювання

Процедура фокусування лазерного випромінювання застосовується під час мікрооперацій на клітинному рівні. Якщо пропустити лазерний промінь через лінзу діаметром D і з фокусною відстанню f, то діаметр сфокусованого променя буде дорівнювати $2\omega_0$. Співвідношення між діаметром 2ω несфокусованого та діаметром $2\omega_0$ сфокусованого лазерних променів має вигляд:

$$2\omega = D = (2/\pi)(\lambda f/\omega_0). \qquad (23.22)$$

Звідси

$$\omega_0 = \lambda f/(\pi\omega) = (2/\pi)(\lambda f/D). \qquad (23.23)$$

З теорії дифракції відомо, що інтенсивність у центрі фокальної плями дорівнює:

$$I_0 = P\left(\frac{\pi D^2}{4\lambda^2 f^2}\right) \sim \left(\frac{D}{\lambda f}\right)^2 P, \qquad (23.24)$$

де P – потужність лазерного випромінювання.

Сфокусоване лазерне випромінювання може використовуватися для селективної дії на окремі органели рослинної клітини, розміри яких одного порядку з довжиною світлової хвилі.

Приклад

Оцінити інтенсивність випромінювання гелій-неонового лазера (λ =632,8 нм; P=1 мВт), яка утворюється на сітківці (фокусна відстань f=22,4 мм) під час фокусування цього випромінювання кришталиком ока. Порівняти одержану інтенсивність з інтенсивністю сонячного випромінювання, яка дорівнює $7\cdot10^3$ Вт·м$^{-2}$.

Розв´язання

Якщо допустити для ока типові значення D = 1 мм, f = 1,5 см, то на основі виразу (26.5) можна отримати:

$$I = \left(\frac{10^{-3}\,м}{632{,}8\cdot10^{-9}\,м\cdot1{,}5\cdot10^{-2}\,м}\right)^2\cdot10^{-3}\,Вт = 10^7\ \text{Вт/м}^2.$$

23.5.6. Застосування лазерів у медицині

Звичайне оптичне випромінювання (Сонця або лампи) складається з багатьох світлових хвиль, що поширюються у різних напрямках без будь-яких фазових співвідношень між окремими хвилями. Лазерне випромінювання характеризується такими властивостями як висока інтенсивність, монохроматичність і когерентність, які обумовлюють високу просторову направленість лазерного випромінювання. Саме через це лазерний промінь має значно більшу густину фотонів, ніж монохроматичний та сколімований промінь звичайної лампи.

Залежно від характеристик кожний лазер знаходить застосування в тій чи іншій галузі медицині. Так, Nd:YAG-лазер відзначається глибоким проникненням випромінювання в тканину і застосовується для нагрівання, коагуляції тканини, руйнівної дії на злоякісні пухлини. Аргоновий лазер знайшов своє застосування в офтальмології, оскільки довжина хвилі його випромінювання знаходиться в синьо-зеленій області спектра, добре пропускається і фокусується оком і використовується для дії на сітківку. Довжина хвилі випромінювання напівпровідникового AlGaAs-лазера знаходиться в області "терапевтичного вікна" і саме через це цей лазер використовують для неінвазивного моніторингу глюкози в крові у хворих на діабет. Висока потужність та здатність генерувати

інфрачервоне випромінювання обумовило широке застосування CO_2-лазера в хірургії. Лазери на барвниках та вільних електронах здатні плавно перестроювати частоту генерації в широких межах, що суттєво з точки зору спектроскопічних досліджень. Ультрафіолетове випромінювання ексимерних лазерів здатне руйнувати молекулярні зв'язки і саме через це знайшло своє застосування в офтальмологічних операціях.

23.5.7. Лазерна діагностика

Лазерна флуоресцентна спектроскопія грунтується на опромінюванні речовини, що досліджують, збудженні молекули цієї речовини та перевипромінюванні світла у вигляді флуоресценції – оптичного випромінювання з більшою довжиною хвилі. Аналіз характеру спектрів флуоресценції та часової поведінки випромінювання флуоресценції надає корисну інформацію щодо стану біомедичних об'єктів. Прикладами застосування лазерних флуоресцентних методів у медицині є діагностика злоякісних пухлин на ранніх стадіях, виявлення кров'яних бляшок, визначення концентрації глюкози в крові у хворих на діабет.

Оптико-акустична спектроскопія біомедичних об'єктів грунтується на опромінюванні об'єкта амплітудно-модульованим світлом, внаслідок чого відбуваються періодичні зміни тиску навколишнього повітря. Ці зміни тиску як акустичні сигнали реєструються чутливим мікрофоном. Перевагою методу є можливість аналізувати непрозорі та дисперсні середовища.

Комбінаційна спектроскопія біомедичних об'єктів передбачає непружне розсіювання світла, за рахунок якого відбувається зміна напрямку і частоти випромінювання. Комбінаційне розсіювання надає інформацію щодо структури і конформаційних змін біомолекул, стосунків цих молекул з навколишнім середовищем, кінетики різноманітних процесів. У медицині метод лазерної комбінаційної спектроскопії застосовується в офтальмології з метою ранньої діагностики катаракти кролів, аналізу *in vivo* процесу розвитку захворювання та вивчення впливу різних медпрепаратів. Техніка комбінаційної спектроскопії може бути застосована для визначення атеросклеротичних бляшок.

Лазерна спектроскопія квазіпружного розсіювання використовує реєстрацію часових змін (динаміки) амплітуди і фази (частоти) розсіяного випромінювання. Цей метод дає можливість оцінювати динамічні характеристики біологічних мікрооб'єктів, а

саме: коефіцієнти дифузії, швидкості руху, параметри внутрішньоклітинної рухомості. В біологічних дослідженнях спектроскопія квазіпружного дослідження використовується для електрофоретичного світлорозсіювання, вимірювань швидкісних характеристик потоків крові (лазерної допплерівської анемометрії) навіть у судинах сітківки, для вимірювання рухливості сперміїв самців з метою оцінки їх якості.

Лазерна інтерферометрія дає можливість направляти в око два лазерних когерентних пучки так, щоб вони перекривалися на сітківці, внаслідок чого на ній утворюється інтерференційна картина у вигляді світлових смуг. Аналіз цієї картини дозволяє визначити ретинальну гостроту зору навіть за наявності катаракти, вимірювати товщину рогової оболонки під час операції кератомії.

Оптична когерентна томографія грунтується на побудові зображень поперечних перерізів внутрішньоочних структур. Метод характеризується високою роздільною здатністю і неруйнівною дією.

Голографічні методи діагностики широко застосовуються в офтальмології для отримання тривимірних зображень ока в цілому і окремих його частин, а також для дослідження внутрішніх структур ока з високим ступенем розділення. Високі можливості голографічних методів підтверджені також в ортопедії, радіології, урології.

Лазерний мікроаналіз відбувається під час взаємодії потужного лазерного випромінювання з біомедичними об’єктами, що супроводжується випаровуванням малих кількостей матеріалу, які аналізуються спектроскопічно. Метод перспективний для кількісного визначення хімічних елементів, металів, токсикантів і забруднювачів, для порівняльного дослідження нормальних і ракових клітин, для вив-чення процесів дифузії арматурних металів у кістках.

23.5.8. Лазерна терапія

Лазерна фототерапія. Для лікування патологічних станів і стимуляції життєвих процесів в медицині і ветеринарній практиці застосовуються низькоенергетичні (гелій-неонові) лазери, які випромінюють монохроматичне когерентне поляризоване світло з дов-жиною хвилі 632,8 нм за інтенсивності від 2-х до 25 мВт/см^2. Вважається доведеним, що червоне лазерне світло невеликої потужності діє на організм в цілому і окремі органи і системи стимулююче, оскільки їх частоти дуже близькі до частот тих життєвих процесів, які перебігають у тканинах організму, особливо

в нервовій системі: під дією лазерного світла посилюється енергетичний потенціал, метаболізм у тканинах, змінюється тонус судин, оптимізується клітинний поділ і диференціювання клітин, активізуються захисні механізми, регенеративно-відновлювальні процеси, ферментативні та імунологічні системи, різко підвищується резистентність організму захворюванням.

Автори цих досліджень часто посилаються на особливу роль когерентності лазерного випромінювання, хоча цей аргумент не є переконливим, оскільки швидкість збудження молекул низькоінтенсивним світлом на декілька порядків (у 10^{10}–10^{14} разів) менша швидкості втрати когерентності збудження молекулами у конденсованій фазі за нормальної температури. Можливості застосування низькоенергетичного лазерного випромінювання у ветеринарній практиці треба обов'язково розглядати з точки зору когерентної взаємодії лазерного випромінювання з біологічним об'єктом; така когерентна взаємодія відбувається тільки за високих (близько $2 \cdot 10^{11}$ Вт/см^2) інтенсивностей лазерного випромінювання.

Лазерна фотохемотерапія. В основі цієї медичної технології лежить взаємодія лазерного випромінювання з хімічними сполуками – *фотосенсибілізаторами*, які селективно поглинаються злоякісними пухлинами. Внаслідок цієї взаємодії пухлина спроможна флуоресціювати (що використовується для діагностики пухлин на ранніх стадіях) або руйнуватися (в чому полягає суть лазерної фотохемотерапії). За 48–72 години в організм вводять шляхом ін'єкції фотосенсибілізатор (наприклад, гематопорфіринові похідні), який вибірково концентрується в злоякісній пухлині. Далі через світловід освітлюють пухлину; активований лазерним випромінюванням сенсибілізатор флуоресціює. Випромінювання флуоресценції надходить крізь другий світловід на оптичну систему, що складається з лінз, фільтра та інтенсифікатора зображення, яке аналізується або візуально, або за допомогою фотоприймача і системи реєстрації.

Лазерна акупунктура пов'язана зі здатністю лазерного випромінювання проникати крізь тканину, що використовується для індикації біологічно активних точок на поверхні тіла тварини (рис. 23.29). Перевагою лазерної акупунктури є неруйнівність, асептичність, безболісність, швидкодія.

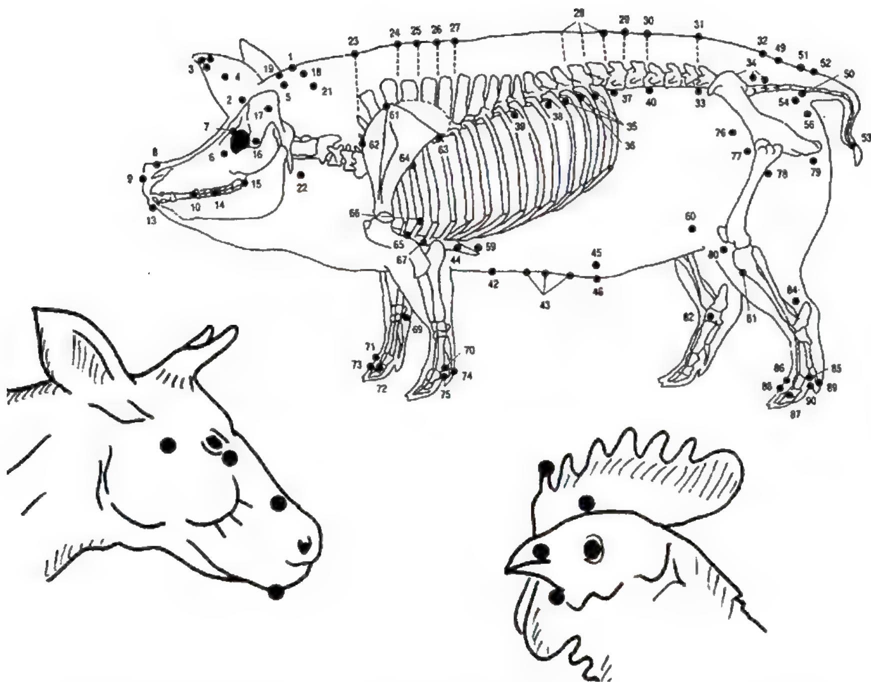


Рис. 23.2. **Типові картини застосування лазерної акупунктури тварин**

23.5.8. Лазерна хірургія

Лазерна хірургія грунтується на поглинанні лазерного випромінювання тканиною, її нагріванні та руйнуванні за рахунок фотохімічних, теплових або гідродинамічних процесів. Залежно від інтенсивності лазерного випромінювання та тривалості опромінювання можна досягнути різноманітних ефектів – денатурації або інактивації білків та ферментів через конвекцію теплоти і теплопровідність тканини, гіпертермії, коагуляції, зварювання, вилучення або руйнування тканин. У ветеринарній хірургії використовують CO_2-лазери, Nd-YAG-лазери, рубінові й аргонові лазери. Схему можливого лазерного скальпеля зображено на рис. 23.30. Такі лазерні інструменти використовують під час лазерної кератотомії – хірургічних надрізів та розтинів рогової оболонки, лікування глаукоми – захворювання очей, пов'язане з підвищенням внутрішньоочно-го тиску, та катаракти – помутніння кришталика.

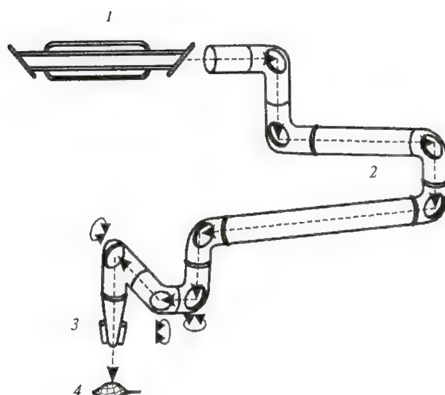


Рис. 23.30. **Хірургічна система на основі CO_2-лазера**: 1 – лазер; 2 – маніпулятор променя; 3 – система освітлення; 4 – об'єкт

Перевагою лазерної хірургії є зменшення тривалості операції, стерильність тканин і гематом. Яскравим прикладом можливого застосування лазера в зооінженерній практиці є кастрація самців сільськогосподарських тварин та ампутація крил у домашньої птиці з метою підвищення продуктивності та несучості.

24. ОСНОВИ СПЕКТРОСКОПІЇ

24.1. Спектри атомів

Звичайно атоми проявляють тенденцію залишатися в основному стані E_0 з мінімальною енергією. Перехід з основного рівня E_0 на збуджений рівень E_1 відповідає поглинанню кванта світла $h\nu$ (рис. 24.1, *а*); при переході з рівня E_1 на рівень E_0 має місце випромінювання кванта світла $h\nu$ (рис. 24.1,*б*). Переходи супроводжуються різкою зміною поглинання (або випромінювання) під час зміни частоти оптичного випромінювання (рис. 24.1, *в)* або довжини хвилі (рис. 24.1, *г*), тобто характеризуються появою вузьких спектральних ліній поглинання (або випромінювання).

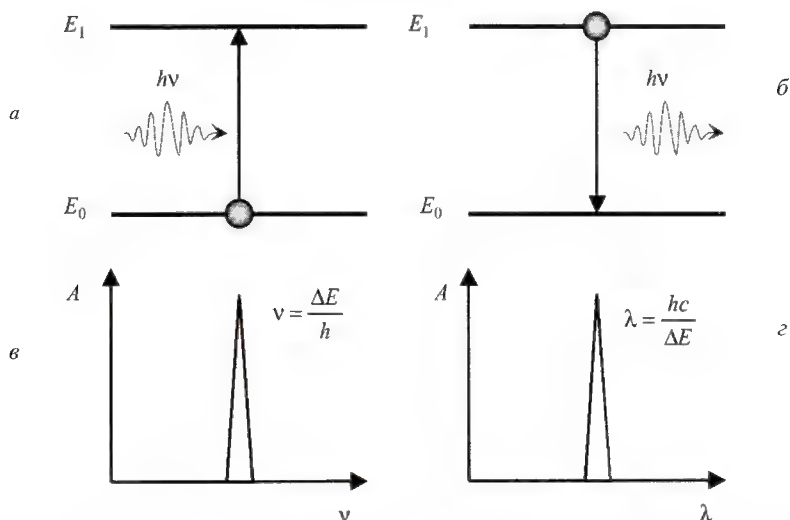


Рис. 24. 1. **Спектральні властивості атома:** *а* – поглинання атомом кванта світла; *б* – випромінювання атомом кванта світла; *в* – спектральна лінія поглинання (або випромінювання); *г* – те саме, в масштабі довжин хвиль

24.2. Спектри молекул

Спектри молекул характеризуються дещо складнішою структурою, ніж спектри атомів. Це пов’язано, насамперед, з участю молекули як динамічної системи (що складається з атомів), у трьох видах рухів: *електронному* (рух електронів навколо ядер), *коливальному* (коливання ядер навколо положень рівноваги) та *обертальному* (обертання молекул як цілого у просторі). Таким чином, енергія молекули може бути представлена як:

$$E = E_{ел} + E_{кол} + E_{об}. \qquad (24.1)$$

Відповідно до постулатів Бора, молекула може знаходитися в певних енергетичних станах. Повна енергія *E* молекули має дискретні значення, які характеризуються набором електронних, коливальних та обертальних рівнів. Переходи із цих рівнів супроводжуються утворенням електронно-коливально-обертальних спектрів. Причому суто електронні спектри розміщені в ультрафіолетовій та видимій ділянках спектра, коливальні – в інфрачервоній, обертальні – в далекій інфрачервоній та надвисокочастотній ділянках спектра. Енергетична діаграма молекули показана на рис. 24.2. Природно, що й спектри молекул мають складніший характер, що пов'язаний з набором окремих спектральних ліній, які перекриваються. Саме тому спектри поглинання молекул характеризуються широкими смугами (рис. 24.3). Щодо процесів випромінювання, слід зазначити, що після поглинання кванта світла та переходу молекули у збуджений стан вона бере участь у переходах між підрівнями (рис. 24.4). Через це пік поглинання завжди розміщений у ділянці більш високих частот (або коротких довжин хвиль), ніж пік випромінювання (рис. 24.5).

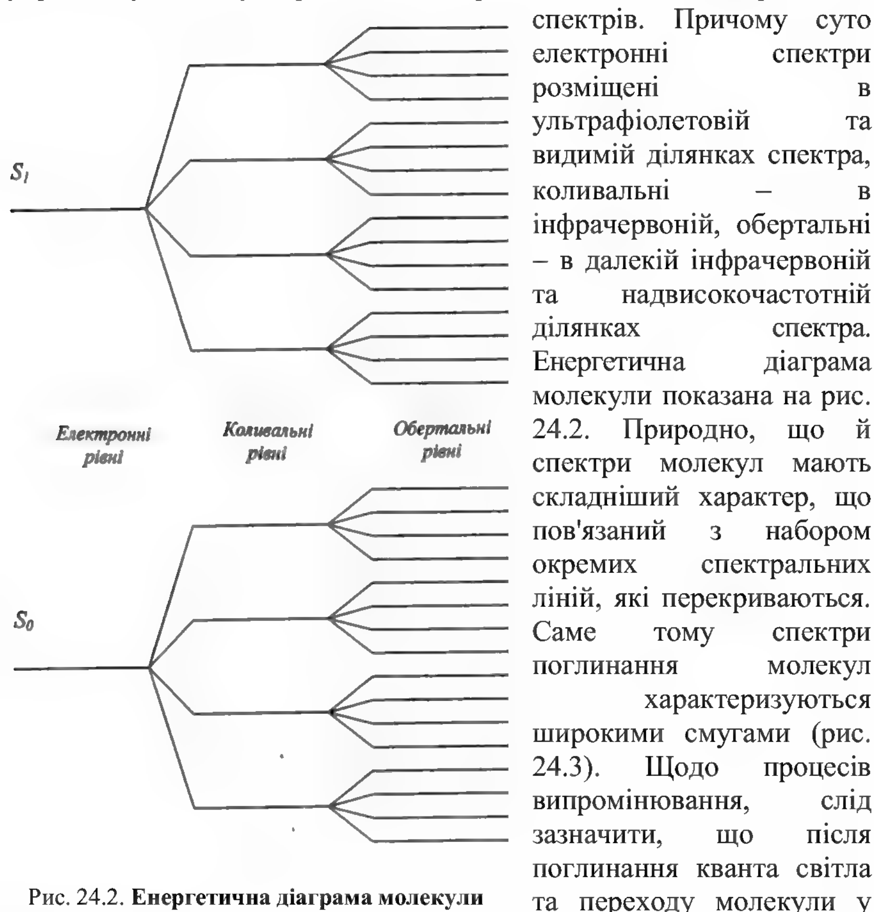


Рис. 24.2. **Енергетична діаграма молекули**

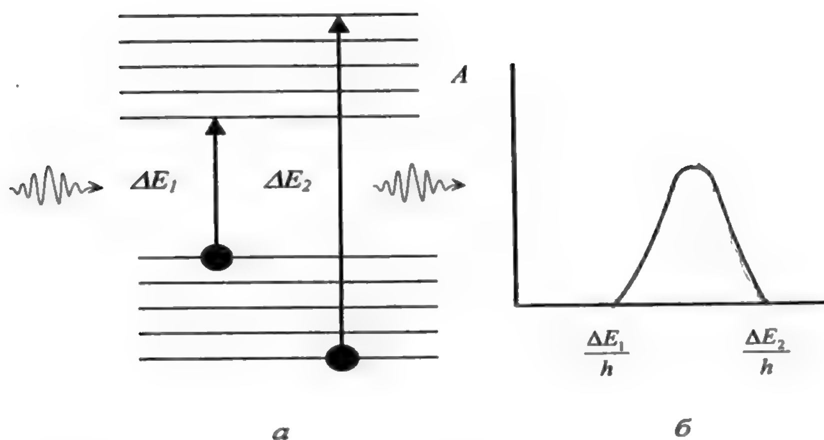


Рис. 24.3. **Енергетичні рівні молекули** (*а*) **та смуга поглинання** (*б*)

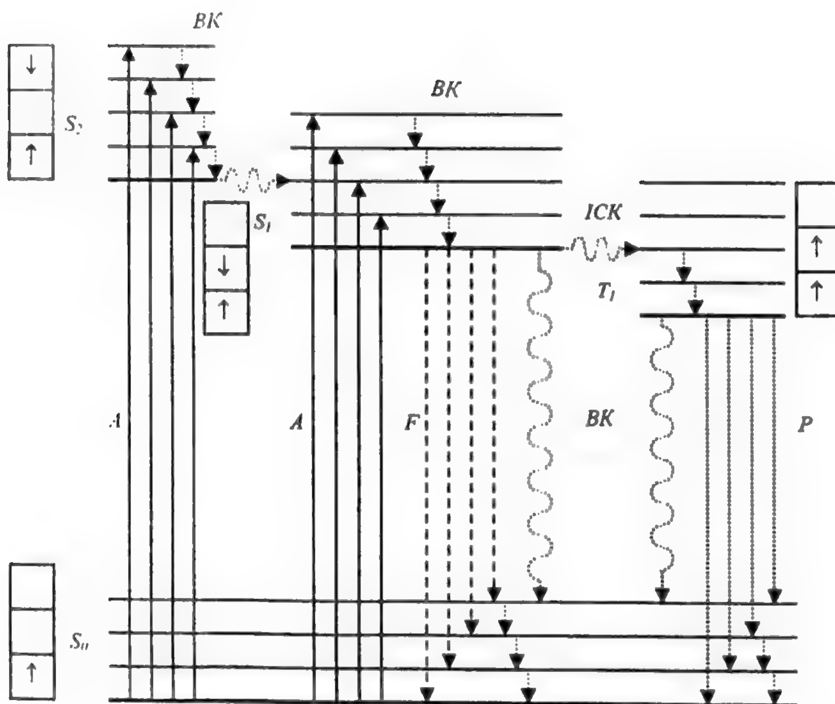


Рис. 24.4. **Схема енергетичних рівнів та можливих переходів між ними**: S_0 – основний рівень; S_1, S_2 – синглентні рівні; T_1, – триплетні рівні; *КР* – ко-

ливальна релаксація; *ІСК* – інтерсистемна реалаксація; *ВК* – внутрішня конверсія; *A* – поглинання; *F* – флуоресценція; *P* – фосфоресценція

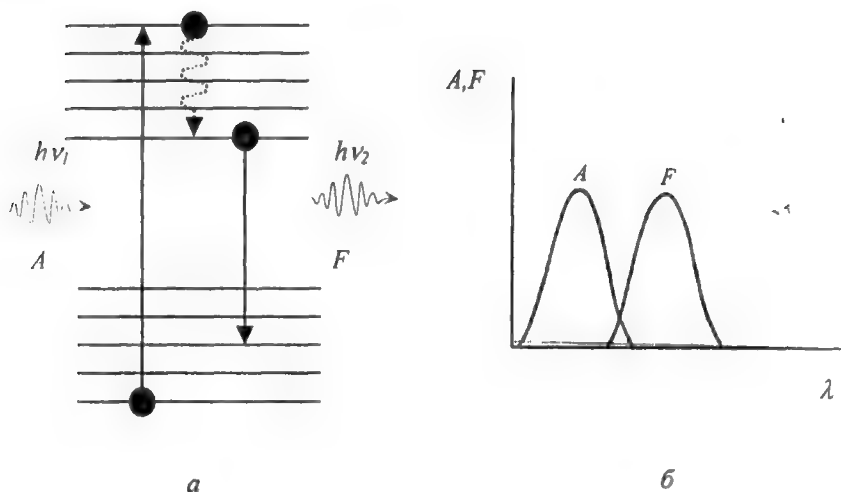


Рис. 24.5. **Спектральні властивості молекул:** *а* – поглинання і випромінювання кванта світла молекулою; *б* – смуги поглинання (*A*) та випромінювання (*F*) молекули

24.3. К ласифікація та принцип дії спектральних приладів

Класифікація спектральних приладів. Основними компонентами спектрального приладу є: джерело оптичного випромінювання; кювета зі зразком, що досліджується; дисперсійний елемент (призма або дифракційна решітка); фотоприймач; система реєстрації.

Залежно від принципу роботи та свого призначення, спектральні прилади поділяють на такі типи:

1. *Спектрометр* – прилад для вимірювання спектра, тобто функції розподілу енергії світлових потоків за довжинами хвиль випромінювання. Прилади цього типу обладнані фотоелектричною реєстрацією спектра і застосовуються для проведення всіх можливих аналізів.

2. *Спектрофотометр* – прилад, де відбувається порівняння потоку випромінювання, що вимірюється, з еталонним для безперервного чи дискретного ряду довжин хвиль випромінювання. Ці прилади використовують також для визначення концентрації елементів і речовин у зразку шляхом порівняння інтенсивностей спектральних ліній або смуг поглинання чи випромінювання.

3. *Спектрограф* – прилад, в якому приймач реєструє випромінювання практично усього оптичного спектра, що розвернутий у фокальній площині оптичної системи. Для сприймання випромінювання використовують фотоматеріали, багатоелементні фотоприймачі, електронно-оптичні перетворювачі.

4. *Монохроматор* – прилад для виділення вузьких ділянок спектра оптичного випромінювання.

5. *Флуориметр* – прилад для вимірювання інтенсивності флуоресценції.

6. *Спектрофлуориметр* – прилад для вимірювання спектрів збудження та випромінювання флуоресценції речовини.

Принцип дії спектральних приладів. Залежно від дисперсійного елемента розрізняють спектральні прилади з призмою або дифракційною решіткою. Схему приладу першого типу зображено на рис. 24.6,*а*. Оптичне випромінювання джерела проходить через вхідну щілину приладу, де формується зображення джерела. Світло, яке виходить із щілини, проходить через коллімуючу лінзу; заломлені призмою промені світла збираються лінзою на площині спостереження. У приладах другого типу як диспергуючий елемент застосовують дифракційну решітку. Схему приладу наведено на рис. 24.6,*б*. За аналогічних розмірів диспергуючого елемента спектральне розділення дифракційної решітки вище, ніж у призми.

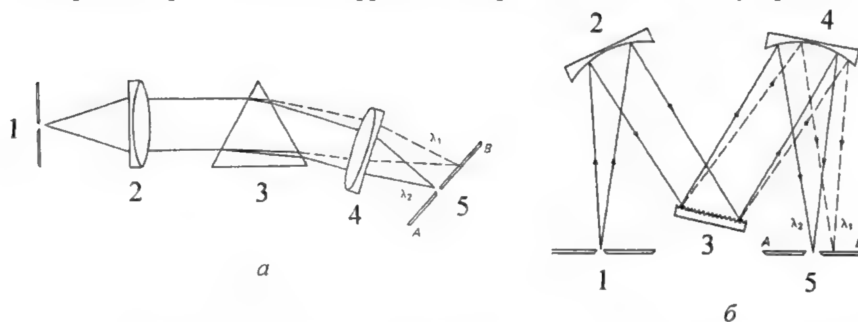


Рис. 24.6. **Типи спектральних приладів:** *а* – із призмою як диспергуючим елементом. Тут: 1 – вхідна щілина, 2, 4 – лінзи, 3 – призма; 5 – вихідна щілина; *б* – з дифракційною решіткою як диспергуючим елементом. Тут: 1 – вхідна щілина, 2, 4 – конфокальні дзеркала; 3 – дифракційна решітка; 5 – вихідна щілина

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ І ЗАВДАННЯ

1. Що вивчає оптика?
2. Що називають оптичним випромінюванням?
3. Сформулювати закони геометричної оптики.
4. Що називають абсолютним показником заломлення? відносним показником заломлення?
5. Пояснити, що таке повне внутрішнє відбивання?
6. У чому полягає принцип дії світловоду? фіброскопу?
7. Що вивчає хвильова оптика?
8. Що таке інтерференція світла?
9. Пояснити дослід Юнга.
10. Сформулювати необхідну умову інтерференції світла.
11. Сформулювати принцип Гюйгенса.
12. Пояснити методи спостереження інтерференції світла.
13. Написати умови спостереження дифракційних мінімумів та максимумів.
14. Що таке дифракція світла?
15. Де застосовується дифракційна решітка?
16. Написати рівняння дифракційної решітки для випадку: коли світло падає нормально на поверхню решітки; коли світло падає під кутом θ_i до площини решітки.
17. Що таке дисперсія світла?
18. Пояснити принцип дії спектральних приладів.
19. Дати визначення поляризації світла та назвати основні типи поляризації світла.
20. Охарактеризувати методи одержання поляризації світла.
21. Що називають оптичною активністю речовини?
22. Пояснити принцип дії поляриметра.
23. Що вивчає квантова оптика?
24. Що таке фотоелектричний ефект? Написати закон збереження енергії під час фотоефекту (рівняння Ейнштейна).

25. ФОТОБІОЛОГІЯ

Фотобіологія – розділ біофізики, який вивчає процеси, що відбуваються в живих організмах під впливом видимого, ультрафіолетового та близького інфрачервоного випромінювання, а також сприйняття світла цими організмами (фоторецепцію).

25.1. Сонце як джерело оптичного випромінювання

Сонце являє собою розжарену кулю радіусом $6{,}96\cdot10^{8}$ м, маса якої становить $1{,}991\cdot10^{30}$ кг. Відстань між Сонцем і Землею дорівнює $1{,}496\cdot10^{11}$ м. Склад сонячного середовища – водень (64 %), гелій (32 %) і суміш важких елементів (4 %). Температура Сонця у центрі $2\cdot10^{7}$ °С, на поверхні 6000 °С.

Інтенсивність сонячного випромінювання. Спостереження за Сонцем за допомогою піргеліометра супутника *Nimbus* дало можливість визначити інтенсивність сонячного випромінювання в межах 1369-1375 Вт/м^2 (середнє значення 1373 Вт/м^2; ця величина отримала назву *сонячної сталої*).

Загальна сонячна енергія становить для сфери радіусом d = $1{,}496\cdot10^{11}$ м:

$$E = IS = 1373\ \text{Вт/м}^2\cdot 4\pi d^2\ \text{м}^2 = 1373\ \text{Вт/м}^2\cdot 4\cdot 3{,}14\cdot(1{,}496\cdot10^{11})^2\ \text{м}^2 = 3{,}88\cdot10^{26}\ \text{Вт}.$$

Потужність сонячного випромінювання на поверхні Землі (враховуємо, що Земля обертається і площа, що опромінюється, у 4 рази менша, ніж уся площа поверхні):

$$P = 1373\ \text{Вт/м}^2\cdot \pi R_З^2 = 1373\cdot 12{,}75\cdot 10^{13}\ \text{м}^2 = 1{,}74\cdot10^{17}\ \text{Вт}.$$

Інтенсивність сонячного випромінювання дорівнює:

$$I = P/S = (1{,}74\cdot10^{17}\ \text{Вт}/5{,}1\cdot10^{14}\ \text{м}^2) = 342\ \text{Вт/м}^2.$$

У цілому, середня інтенсивність сонячного випромінювання коливається від 250 Вт/м^2 (субтропічні регіони) до 80 Вт/м^2 (хмарні регіони); на інтенсивність сонячного випромінювання впливають пора року, час доби, широта, відстань між Сонцем та Землею, поглинання сонячного випромінювання земною атмосферою.

В Україні середня інтенсивність сонячного випромінювання варіює від 185–215 Вт/м^2 (південь) до 115–145 Вт/м^2 (північ).

Сонячна інтенсивність розподіляється так: 19 % прямого сонячного випромінювання поглинається атмосферою, зокрема такими газами як озон, двоокис вуглецю, водна пара, кисень, азот; 20 % сонячного випромінювання відбивається хмарами; 6 % розсіюється атмосферою; 4 % відбивається земною поверхнею; 51 % поглинається земною поверхнею (грунтом та водою), після чого це випромінювання з'являється у вигляді латентної теплоти (23 %), відчутної теплоти (7 %), інфрачервоного випромінювання земної поверхні (21 %).

Спектральний склад сонячного випромінювання. Спектр сонячного випромінювання становить 200–5000 нм; максимум випромінювання припадає на 500 нм. Спектр сонячного випромінювання, який досягає земної поверхні, складається з ультрафіолетової (200–400 нм), видимої (400–700 нм) та інфрачервоної (більше 700 нм) частин. На ультрафіолетову частину спектра припадає 5 %, на видиму 35 % і на інфрачервону – 60 % сонячного випромінювання.

Періодичність сонячного випромінювання. Циклічні зміни сонячної активності відомі як сонячні цикли. Розрізняють сонячні цикли з періодичністю 11, 22, 87, 210 та 2300 років.

25.2. Оптичні і спектральні властивості живих організмів

25.2.1. Оптичні і спектральні властивості шкіри та волосяного покриву тварин

Складна структура шкіри, наявність відростків, фолікул, залоз тощо впливають на оптичні її властивості в цілому. Оптичне випромінювання, що потрапляє на шкіру, може зазнавати: відбивання від границь різних шарів за рахунок зміни показника заломлення; розсіювання на молекулах, частинках, волокнах, органелах і клітинах; поглинання (результатом якого може бути перетворення енергії у теплоту, фотохімічні реакції, випромінювальні та безвипромінювальні процеси); пропускання через шар шкіри.

Спектральні властивості шкіри визначаються присутністю пігментів — білків, амінокислот, ДНК, РНК, білірубіну, каротиноїдів, гемоглобіну, меланіну. Ультрафіолетове випромінювання з довжиною хвилі 320 нм поглинається в основному роговим шаром, тоді як випромінювання видимої та інфрачервоної частин спектра проникає глибше.

Під дією оптичного випромінювання на шкіру частина його поглинається різними шарами, а частина – розсіюється. Невелика частка поглинутого випромінювання бере участь у перевипромінюванні (флуоресценції). Близько 5-7 % падаючого на шкіру випромінювання відбивається від її зовнішньої поверхні. Після проходження епідермісу випромінювання поглинається пігментами. У цілому поглинання має місце у діапазоні від 280 до 2500 нм; причому довгохвильове випромінювання проникає у шкіру глибше.

Забарвлення волосяного покриву тварин визначається кількісними та якісними характеристиками пігментів, які входять до його складу. Авторам роботи [Wojcikowska-Soroczynska et al., 1987] вдалося виділити із волосяного покриву тварин різних видів три групи пігментів – нерозчинні ні у кислотах, ні в основах, які мають велику молекулярну масу – так звані *еумеланіни*, що відповідають за чорний або бурий колір; розчинні у кислотах та основах пігменти – *феомеланіни*, які визначають жовте і червоне забарвлення; розчинні у кислотах і основах пігменти з невеликою молекулярною масою – *трихохроми*.

Як правило, пігменти знаходяться у корковому шарі волосу та його серцевині. Часто вони утворюють гранули сферичної або еліпсоїдної форми. Розміри гранул можуть коливатися від 0,5-1,2 мкм для волосу темного забарвлення і до 0,1-0,3 мкм – для альбіносів [Wojcikowska-Soroczynska et al., 1987].

Різним є вміст пігментів у волосяному покриві тварин (% від маси зразка): у великої рогатої худоби – 8,2 (темне забарвлення) та 1,7 (світле); у коней – 8,4 (темне); 3,1 (буре); 1,7 (світле забарвлення).

У цілому світлий (і білий) волос містить, на думку авторів цих досліджень, нерозчинні еумеланіни та феомеланіни; у забарвленому волосі кількість еумеланінів збільшується.

Структура, склад та властивості пігментів залежать від ряду факторів – фази росту волосу; вмісту металів (або їх дефіциту); участі вітамінів A та D; стану поверхні волосу; дії сонячного випромінювання; режиму годівлі.

У забарвленні тварин беруть участь не тільки пігменти волосяного покриву, але і ряд оптичних процесів, серед яких можна виділити:

1. розсіювання оптичного випромінювання частинками з високими значеннями показника заломлення, причому розміри цих частинок порівнянні або менше довжини хвилі оптичного випромінювання, а відстані між частинками перевищують розміри частинок;

2. взаємодія оптичного випромінювання з дрібно структурованими поверхнями, які виконують функції дифракційної решітки.

3. інтерференція світла, відбитого від структурних шарів з високими і низькими значеннями показника заломлення, за умови рівності відстані між шарами чверті довжини хвилі оптичного випромінювання [Land, 1972]. Важливу інформацію забезпечують спектральні характеристики поверхні тварин. Типові спектри дорсальній поверхні тварин представлені на рис. .

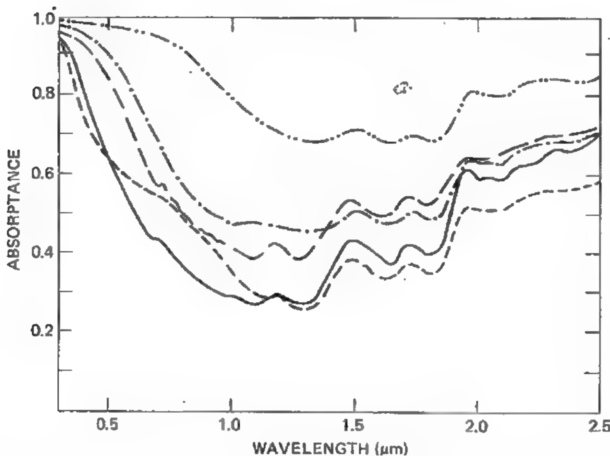


Рис. 25.1. **Спектри поглинання поверхнею деяких тварин**: (-..-)грізлі, *Ursus horribilis;* (- - -), кролик, *Sylvilagus floridanus;* (- • -) руда лисиця, *Vulpes fulva;* (—); східний бурундук, *Tamias striatus;* (– –) чорна білка, *Sciurus niger* [Gates, 2003]

Зазвичай, значення коефіцієнта поглинання перевищують 0,9 в ультрафіолетовій області спектра і зменшуються у видимій області спектра, досягаючи мінімуму при 1300 нм. Потім коеффициент поглинання зростає, демонструючи мінімуми поглинання при 1450, 1900 і 2500 нм, які можна пояснити впливом поглинання води [Gates, 2003].

Забарвлення тварини сприймається в діапазоні 500-700 нм. Крім поглинання та відбивання оптичного випромінювання на волосяному покриві тварин має місце такий процес, як розсіювання світла. Так, наприклад, кожна шерстинка білого ведмедя являє собою порожню прозору трубочку з нерівними поверхнями. Наявність повітря в кожній шерстинці дозволяє зберегти тепло. Але, в той же час,

сонячне випромінювання взаємодіє з нерівностями шерстинок, зазнаючи багаторазові заломлення і відбивання. У результаті взаємодії відбитих променів світла відбувається їх інтерференція для кожної довжини хвилі сонячного випромінювання. В цілому відбите від волосяного покриву випромінювання являє собою суму світлових хвиль різних довжин хвиль, яка в підсумку визначає біле відбите світло і, відповідно, сприймається як біле забарвлення полярного ведмедя.

25.2.2. Оптичні і спектральні властивості оперення птиці

Забарвлення оперення птахів викликається наявністю пігментів і оптичними явищами, що відбуваються на структурних елементах пера (т.зв. структурне забарвлення). Основними фарбувальними пігментами є меланіни і ліпохроми, які виробляються організмом, а також каротиноїди, що одержуються з кормом. Меланіни обумовлюють чорне, буре і сіре забарвлення, а ліпохроми забезпечують червоне, жовте і зелене забарвлення. Комбінації цих пігментів надають різноманітні кольорові відтінки. Комі того, у забарвленні оперення можуть брати участь додаткові пігменти, такі як червоний астаксантин у фламінго, зооксантін у канарок, тураковердін у африканських турако.

Одночасно структурне фарбування викликається взаємодією оптичного випромінювання з елементами оперення, які працюють як інтерференційні відбивачі. Так, борідки пера містять кератин (показник заломлення $n = 1{,}56$), меланін ($n \approx 2$) і повітряні порожнечі ($n = 1$). Типові спектри дорсальної поверхні птахів представлені на рис.25.2. В принципі, ці спектри демонструють ті ж тенденції, що і спектри тварин. Основні спектральні параметри тварин і птахів представлені в роботі [Gates, 2003].

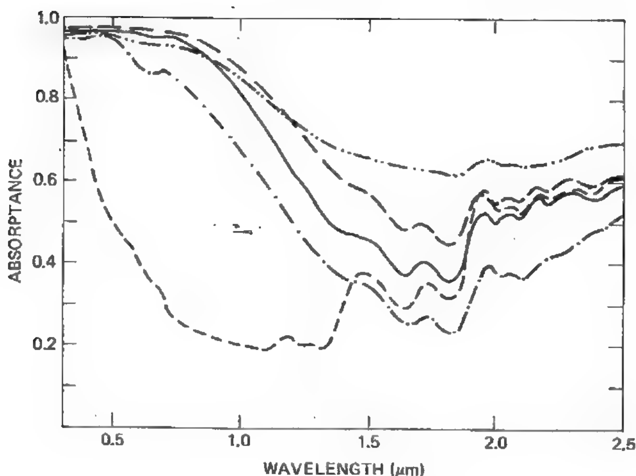


Рис. 25.2. **Спектри поглинання оперення деяких птахів**: (-••-) шпак, *Stumis vulgaris;* (—) дятел, *Hylatomus pileatus;* (— —) чорна качка, *Cairina moschata;* (- - -) лебідь, *Cygnus columbianus;* (– · –)кардинал, *Richmondena cardinalis.*

Коефіцієнт поглинання темних на погляд птахів дорівнює приблизно 0,85. Так, наприклад, коефіцієнт поглинання оперення чорного дятла (*Dryocopus pileatus*) становить 0,835 і 0,846. У той же час, коефіцієнт поглинання оперення птахів, що мають білу розмальовку, таких як тундровий лебідь (*Cygnus columbianus*), дорівнює 0,367.

25.2.3. Оптичні і спектральні властивості риб

Деякі риби мають дуже різноманітне забарвлення, що обумовлене не пігментами, а структурними особливостями організму; це забарвлення може залежати від умов навколишнього середовища. Такі зміни забарвлення демонструють фундулюс звичайний (*Fundulus heteroclitus*) [6]), тетра-кардинал (або червоний неон) (*Paracheirodon axelrodi*, [7]), синя хрізіптера (*Chrysiptera Cyanea*, [8]), королівський хірург (*Paracanthurus hepatus*, [9]), райський пентапод (*Pentapodus paradiseus*, [10]) та ін.

Розглянемо оптичні явища, що обумовлюють забарвлення, на прикладі такого мешканця тропічних водойм як блакитний неон (*Paracheirodon innesi*), який мешкає в лісових притоках річок, що

належать басейну Амазонки, мають торф'яне дно і протікають під дуже густим пологом дерев. В результаті у воді панує напівтемрява. Мабуть через це рибки (будучи зграєвими) для знаходження одна одну майже в повній темряві мають уздовж всього тіла яскраву смугу, яка, потрапляючи під сонячні відблиски, спалахує як неонова реклама то зеленим, то яскраво-блакитним світлом. Під цією смугою, починаючи з середини тіла і до початку хвостового плавця, тягнеться інша, більш широка смуга яскраво-червоного кольору [Froese and Pauly, 2008].

Риба містить ірідофори – пофарбовані клітини, які відбивають світло за допомогою хемохромов (залізо-порфіринових комплексів) з кристалізованого гуаніну.

Пластини гуаніну розташовані під синьою смугою риби. Ці пластини укладені в оболонки, де вони демонструють впорядковану упаковку (Рис.25.3) [Nagaishi and Oshima, 1992].

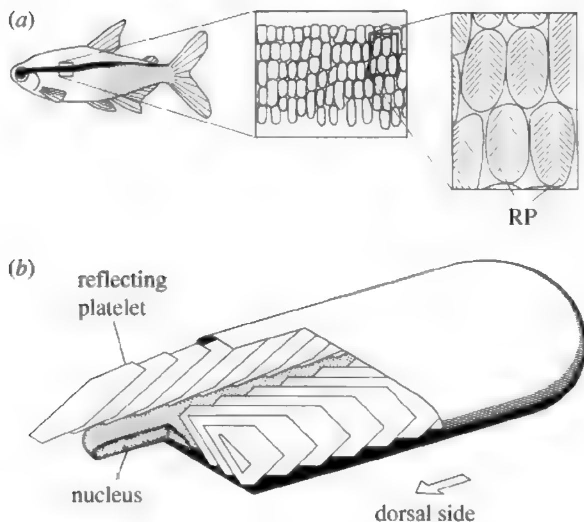


Рис. 25.3. **Зображення блакитного неона** (*а*) та ірідофора (*б*) [Nagaishi and Oshima, 1992].

Відбивання оптичного випромінювання від багатошарової впорядкованої структури ірідофорів призводить до інтерференції, що викликає появу характерної переливчастого забарвлення [Lythgoe and Shand, 1982].

25.2.4. Оптичні і спектральні властивості оперення комах

Забарвлення крил метелика Морфо (*Morpho*) - синє або блакитне, з металевим блиском. Цей метелик демонструє складну багатошарову структуру крил, в якій відбуваються такі оптичні явища як інтерференція і дифракція світла; саме вони і визначають колір крил [Ghiradella, 1994].У цих оптичних явищах беруть участь такі елементи крил як лусочки. Оптичне випромінювання, проходячи через лусочки, відбивається як від їх зовнішніх, так і від внутрішніх поверхонь; накладання двох відбитих променів призводить до інтерференції і посиленню світла (Рис. 25.4).

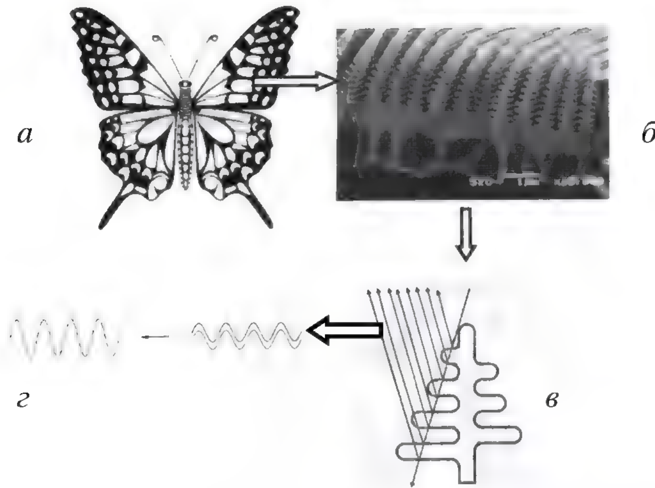


Рис. 25.4. **Метелик Морфо (*Morpho*):** зовнішній вигляд (*а*); структура крила під мікроскопом при збільшенні 5000× (*б*); інтерференція оптичного випромінювання на лусочках (*в*); накладання двох відбитих променів, що призводить до підсилення світла (*г*)

У результаті крила метелика вилискують металевим блиском, який то посилюється, то гасне залежно від кута спостереження.

25.6. Оптичні і спектральні властивості рослинного листка

Схематичний поперечний переріз типового рослинного листка наведено на рис. 25.2.

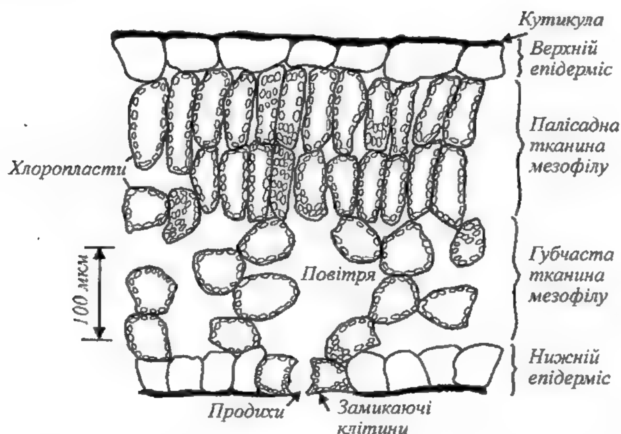


Рис. 25.2. **Схематичний поперечний переріз типового рослинного листка**

Верхня та нижня поверхні листка містять епідерміс, покритий кутикулою. Між шарами епідермісу розташована основна тканина листка мезофіл, який складається з губчастої та палісадної тканин. Звичайно товщина рослинного листка дорівнює близько декількох сот мікрометрів. Розміри палісадних тканин становлять 30×30×120 мкм, а губчастих – 40×40×60 мкм. На оптичні властивості листка впливають геометрія внутрішніх структур, їх показник заломлення та пігментний склад [Plant Ecophysilogy, 1996].

Кутикала, яка покриває епідерміс, відповідає за дзеркальне відбивання оптичного випромінювання, якщо воно падає на поверхню листка під кутом падіння, що не дорівнює нулю. Збільшення кута падіння викликає збільшення інтенсивності дзеркально відбитого випромінювання. Таким чином, загальне відбите випромінювання характеризується дифузним випромінюванням, яке залежить від довжини світлової хвилі, внутрішньої структури листка, пігментного складу і вмісту води, та дзеркальним випромінюванням, яке утворюється кутикулою і є частково поляризованим. Листя відбивають лише 6-10% оптичного випромінювання видимої області спектра.

Пропускання оптичного випромінювання листком становить від 3% до 40% падаючого випромінювання. М'яке, гнучке та тонке листя характеризується більшим пропусканням порівняно з твердим, грубим та товстим листям.

Спектри поглинання, відбивання та пропускання рослинного листка наведено на рис. 25.3. Спектри характеризуються трьома специфічними областями.

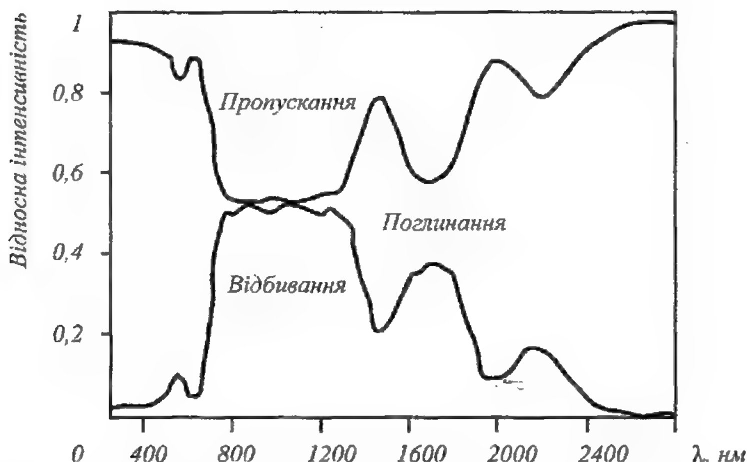


Рис.25.3. **Спектри поглинання, відбивання та пропускання рослинного листка**

Видима область (400-700 нм) відзначається слабким (максимум 15%) відбиванням та дуже низьким пропусканням оптичного випромінювання. Поглинання оптичного випромінювання листком становить 60-80% падаючого випромінювання. У вищих рослин основними пігментами, що відповідають за поглинання оптичного випромінювання видимої області спектра, є хлорофіли, максимуми поглинання яких знаходяться при 450 нм та 660 нм, а також каротиноїди, ксантофіли та антоціаніни. На поглинання впливає характер внутрішньої структури листка: губчастий мезофіл поглинає оптичне випромінювання інтенсивніше, ніж палісадні клітини. Екрануючий ефект, що утворюється пігментами, та розсіювання оптичного випромінювання усередині листка призводять до виникнення світлових градієнтів усередині листка. Всі рослинні пігменти стають майже прозорими на довжинах хвиль

більших ніж 700 нм. Поглинання води характеризується мінімумом при 300-580 нм.

Ближня інфрачервона область (700 нм-1,3 мкм), в якій поглинання листка становить близько 10 %, через що оптичне випромінювання відбивається або пропускається листком. Рівень відбивання може досягати 50 % завдяки внутрішнім структурним елементам – таким як целюлоза. В цій області вода має максимуми поглинання при 0,9 мкм та 1,1 мкм.

Середня інфрачервона область (1,3-2,5 мкм) відзначається інтенсивними смугами поглинання води в рослинній тканині при 1,45 мкм, 1,95 мкм, 2,74 мкм та 6,3 мкм.

На спектральні властивості листка впливають внутрішня структура, морфологія та фізіологія листка, характеристика поверхні листка, зокрема шорсткість та опушеність, вік, вміст води, дефіцит мінеральних речовин, шкідники. Саме залежність спектральних параметрів від зовнішніх факторів покладено в основу методів спектрального моніторингу рослинних покривів.

25.3. Вплив оптичного випромінювання видимого діапазону на живі організми

Вплив випромінювання видимої області спектра. Сонячне випромінювання є одним з найважливіших зовнішніх факторів, які впливають на живий організм. Вплив сонячного випромінювання пов'язаний з такими основними параметрами світла як *інтенсивність світла (освітленість), спектральний склад* та *тривалість освітлення (фотоперіод).* Деякі птахи і комахи спроможні реагувати на *поляризацію* оптичного випромінювання.

Під впливом сонячного випромінювання відбуваються *фотобіологічні реакції* – фізичні або хімічні зміни в живих організмах. Серед фотобіологічних реакцій, які характеризуються впливом на живі організми, можна виділити енергетичні, інформаційні та деструктивно-модифікуючі реакції.

25.3.1. Фотосинтез

Енергетичні реакції – це реакції, за яких світлова енергія внаслідок синтезу нових органічних молекул трансформується в хімічну.

Прикладом енергетичних реакцій може бути *фотосинтез* – процес перетворення зеленими рослинами та фотосинтезуючими

мікроорганізмами енергії Сонця в енергію хімічних зв´язків органічних речовин.

Важливий шлях хімічних реакцій під час фотосинтезу – це перетворення двоокису вуглецю та води в вуглеводи та кисень.

Сумарну реакцію можна описати рівнянням:



$$CO_2 + H_2O \xrightarrow{h\nu} [CH_2O] + O_2. \qquad (25.1)$$

Вуглеводи, що утворюються внаслідок цієї реакції, містять більше енергії, ніж вихідні речовини (тобто CO_2 та H_2O).

Таким чином, за рахунок енергії Сонця енергетично бідні речовини CO_2 та H_2O перетворюються у високоенергетичні продукти – вуглеводи та кисень. У процесі дихання (в мітохондріях) кисень, що поглинається з атмосфери, використовується для окислення вуглеводів з утворенням врешті-решт двоокису вуглецю та води та відповідним виділенням енергії. Ця енергія накопичується у вигляді високоенергетичної сполуки АТР, яка використовується для здійснення рослинним організмом важливих життєвих функцій.

Більша частина поглинутої хлорофілом енергії витрачається на фотохімічні реакції; невелика частина поглинутої енергії витрачається на тепло або флуоресценцію:

$$E_{погл} = E_{фх} + E_{тепл} + E_{фл}. \qquad (25.2)$$

Встановлено, що близько 5 % енергії збудження перетворюється у випромінювання енергії хлорофілом.

Основними функціональними одиницями, що забезпечують фотосинтетичну активність рослин і водоростей, є фотосистеми *ФСІ* і *ФСІІ* , які містять близько 250-400 молекул пігментів. Ці пігменти здатні поглинати кванти світла, але лише одна молекула хлорофілу даної фотосистеми спроможна перетворювати поглинуту енергію для фотохімічних реакцій. Ця молекула хлорофілу називається *реакційним центром* фотосистеми, тоді як інші – *антенами*. Після поглинання кванта світла антенними пігментами поглинута енергія переноситься до реакційних центрів фотосистем, що супроводжується збудженням молекули хлорофілу P_{680} і переходом електронів на більш високий енергетичний рівень. Молекула P^*_{680} у збудженому стані переносить електрони акцептору – феофітину *Фф*, після чого – первинному хіноновому акцептору Q_A і вторинному хіноновому акцептору Q_B. Далі електрони послідовно передаються

на пул молекул пластохінона *ПХ*, що переносить через ліпідну фазу мембрани електрони і протони, залізо-сірчаний білок FeS_R, цитохром f і пластоціанін P. Електрони переходять по електроннотранспортному ланцюгу до *ФСІ*, де енергія світла передає електрони від молекули хлорофілу P_{700} до електронного акцептора P_{430}, після чого відбувається подальше перенесення електронів через феридоксин Fd до коферменту НАДФ (рис. 25.4).

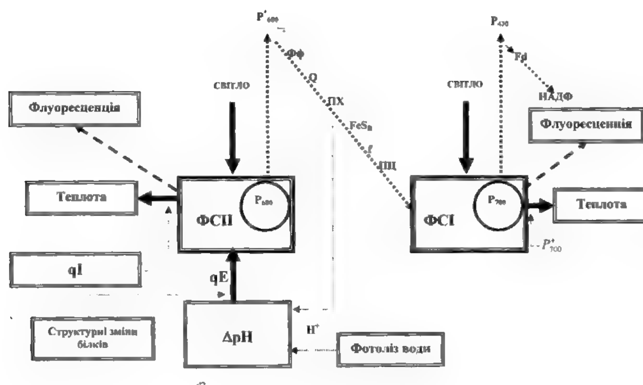


Рис. 25.4. **Електроннотранспортний ланцюг під час фотосинтезу** (пояснення в тексті)

Крім того, поглинута енергія може бути звільнена у вигляді теплоти або витрачена на такий випромінювальний процес як флуоресценція. При звичайних температурах флуоресценція хлорофілу походить від пігментів антени *ФСІІ*; вклад *ФСІ* у флуоресценцію хлорофілу має місце лише в довгохвильовій частині спектра (740 нм). Змінна флуоресценція в основному походить від *ФСІІ*, а перенесення збудження до *ФСІ* можна вважати як додатковий конкуруючий шлях дезбудження *ФСІІ*. Під час функціонування фотосинтетичного апарату випромінювання флуоресценції хлорофілу *а* складає 2-5 % поглинутої енергії і залежить від типу хлоропласта, віку, фізіологічного стану рослини, стресових умов, інтенсивності та довжини хвилі збуджуючого випромінювання.

Перехід електронів вздовж електронно-транспортного ланцюга супроводжується зменшенням (*гасінням*) флуоресценції

хлорофілу. Це зменшення відбувається завдяки окисленню акцептора (від англ. *quench*- гасити), який являє собою комплекс феофітина і хінонів. Якщо акцептор окислюється завдяки перенесенню електронів до НАДФ і, в решті решт, до CO_2, флуоресценція зменшується. Такий процес називається "*фотохімічним гасінням*". Характеризується цей процес коефіцієнтом фотохімічного гасіння *qP*. В той же час, існують інші механізми гасіння нехімічної природи або "*нефотохімічного гасіння*", які характеризуються коефіцієнтом нефотохімічного гасіння *qN*. Основними з процесів гасіння є залежне від енергії гасіння, пов´язане з індукованим протонним градієнтом крізь тилакоїдну мембрану, та гасіння, пов´язане з фотоінгібуванням, що викликається надлишковим опромінюванням. Отже, флуоресценція є комплементарним процесом по відношенню до фотохімічних та теплових процесів: вихід флуоресценції тим більший, чим менші розтрати енергії на фотохімічні реакції або теплоту.

Співвідношення між флуоресценцією хлорофілу і загальним процесом фотосинтезу носять досить складний характер; слід однак зауважити, що процес реєстрації флуоресценції хлорофілу зеленого листка рослини може бути використаний для аналізу стану рослини під впливом різноманітних стресів як в лабораторних, так і в польових умовах.

Одним з таких стресів є висока освітленість рослин та водоростей фотосинтетично активним та ультрафіолетовим випромінюванням. Опромінювання фотосинтетичних організмів інтенсивним світлом викликає інгібування фотосинтезу (фотоінгібування). Цей процес пов´язаний з руйнуванням білка *D1*, який знаходиться у реакційному центрі фотосистеми *ФСІІ* і з яким зв´язані молекула хлорофілу P_{680} та акцептор Q_B.

Фотосинтез пов'язаний з флуоресценцією хлорофілу. Оскільки цілий ряд зовнішніх факторів впливає на фотосинтетичну активність рослин, реєстрація флуоресценції хлорофілу в цих рослинах дає можливість вивчати *in vivo* вплив цих факторів на рослини.

25.3.2. Фоторух водоростей

Інформаційні реакції – це реакції, при яких світло є керуючим сигналом, що викликає через спеціалізовані механізми утворення фотопродуктів та забезпечує інформацію щодо навколишнього середовища. До інформаційних належать фоторух, фотоморфогенез,

фотоперіодизм та інші. Розглянемо як приклад інформаційних реакцій фоторух водоростей.

Світло, що проникає у водне(і, зокрема, морське) середовище, є найважливішим зовнішнім фактором, що забезпечує виживання водоростей. Частина сонячного світла відбивається від водної поверхні, а частина поглинається водним середовищем. При проходженні світла вглиб його інтенсивність зменшується. Граничні глибини, що досягаються сонячним світлом в морському середовищі, складають 300 м в Тихому океані, 200 м – в Атлантичному, 150 м – у Середземному морі, 100 м – в Чорному морі, 45 м – в Північному Льодовитому океані [Anitei, 2008]. При цьому водорості мігрують в товщі води у пошуках оптимальних умов для існування. Світло як зовнішній фактор використовується водоростями як джерело енергії (наприклад, в процесі фотосинтезу), так і керуючий сигнал, який регулює переміщення водорості у водному середовищі (наприклад, під час фоторуху).

Фоторух – це рух або зміна руху організмів, викликане світлом. Фоторух є результатом фоторегуляціі руху – сукупності елементарних процесів, індукованих світловим стимулом, а саме: фоторецепції, первинних реакцій фоторецепторних пігментів, сенсорного перетворення світлового стимулу в фізіологічний сигнал, що керує роботою рухового апарату, який реалізує фотоорієнтацію організму.

До водоростей, що використовують фоторух, можна віднести представників різних відділів ціанопрокаріот – *Cyanophyta* (*Oscillatoria geminata*, *Synechococcus aeruginosus*) і еукаріотичних водоростей: *Euglenophyta* (*Euglena gracilis, Astasia longa, Peranema trichophorum*), *Dinophyta* (*Peridinium gatunense*), *Bacillariophyta* (*Pinnularia streptoraphe*, *Anomoeoneis sculpta*), *Cryptophyta* (*Cryptomonas* spp., *Chroomonas* spp.), *Chlorophyta* (*Dunaliella salina, D. viridis, Chlamydomonas reinhardtii, Chloromonas* sp., *Haematococcus pluvialis, Stephanosphaera* sp., *Gonium* sp., *Eudorina* sp., *Volvox* sp.), а також спори і гамети зелених (*Chlorophyta*), золотистих (*Chrysophyta*), жовтозелених (*Xanthophyta*), красных (*Rhodophyta*) і бурих (*Phaeophyta*) водоростей [Масюк и др., 2007; Posudin et al., 2010].

Для классификации типов фотодвижения водорослей используют следующие термины:

Реакція – будь яка індукована стимулом зміна активності рухового апарату організму, яка може (хоча й не завжди) викликати зміну

рухливості або орієнтації організму. Реакції можуть бути класифіковані як [Масюк та ін., 2007; Posudin et al., 2010]:

1) *фотокінез* – залежність швидкості руху окремих організмів або їх груп від будь-яких параметрів світлового стимулу.

2) *фототаксис* – будь який, викликаний світлом рух або зміна характеру руху вільно рухомих (неприкріплених) організмів, не обов'язково орієнтований по відношенню до джерела світла.

3) *фототопотаксіс* – залежність напрямку руху окремих організмів або їх груп від будь-яких параметрів світлового стимулу.

4) фотофобічні реакції – зміни активності організму під впливом змін інтенсивності стимулу.

Висока чутливість водоростей до факторів навколишнього середовища обумовлює можливість їх використання як тест-об'єкти в процесі біомоніторингу. Великою перевагою цих об'єктів є їх мікроскопічні розміри, високі темпи розмноження, здатність до активного руху, фотокінетичних та фотовекторних реакцій, а також їх солестійкість і евригалобність.

Експериментально вивчена чутливість різних параметрів фоторуху водоростей до наявності в природному середовищі поверхнево-активних речовин, солей важких металів і пестицидів. Отримані дані свідчать про можливість використання рухливості, швидкості поступального і обертального руху клітин, частоти биття їх джгутиків, величини фототопотаксіса водоростей як перспективних тест-функцій під час біологічного моніторингу водних середовищ [Posudin et al., 2010].

25.3.3. Деструктивно-модифікуючі реакції

Деструктивно-модифікуючі реакції – це реакції, пов´язані з пошкодженням світлом молекул біологічного субстрату, що призводить до летальних або мутаційних наслідків. До цього типу реакцій належить *фотосенсибілізація* – процес, при якому світлова енергія, поглинута молекулами, що мають хромофори (сенсибілізатори), передається іншим молекулам, не спроможним самостійно поглинати світло. Це явище поширене у природі: відомо, що деякі дикорослі рослини містять сильнодіючі хімічні сполуки; тварини, які поїдають ці рослини, стають чутливими до світла в непігментованих ділянках шкіри, особливо навколо очей, рота, вух та копит, де волосяний покрив рідкий. У ролі хімічних сполук, які підвищують чутливість тварин до світла (фотосенсибілізаторів), виступає *гіперицин* та *фагопірин.* Гіперицин – червоний пігмент, що

міститься у листках, стеблинах та квітках представників родини *Guttiferae*, зокрема: *Hypericum perforatum* (зверобій), *H.crispum*, *H.pulchrum*, *H.leucoptycodes*, *H.maculatum*. Загальна назва захворювань – *гіперицизм*. Основні симптоми – свербіж, виникнення пухирців розміром з горошину (які лопаються), кон'юнктивіт, стоматит, гарячковий стан, запальний процес (навіть у мозку), збудження або пригнічення. Тварина починає тертися, вносить інфекцію і може загинути через 8–10 год. *Фагопіризм* викликається спорідненим гіперицину рослинним пігментом *фагопірином*, який присутній у представників *Fagopyrum* (*F.esculentum* або *Poligonum fagopyrum*) – гречки посівної. Фагопірин також має фотосенсибілізуючий вплив на свиней, худобу, курчат. Можливі захворювання овець, свиней, коней (які поїдають на сонці гречку, просо, шведську конюшину) на шкірну екзантему, яка відсутня на пігментованих ділянках тіла; у овець, коней і великої рогатої худоби із білими мітками виникають дерматити, стоматити, а також опіки на місцях, позбавлених пігментації.

Типовими сенсибілізаторами є гематопорфірін і похідні від нього сполуки (ГпП), псоралени, білірубін, хлорофіли, гіперицин, фагопірін, пеніциліопсин, блефарізмін [Посудин, 1989].

Механізми фотосенсибілізації. При поглинанні світла молекула сенсибілізатора переходить з основного стану S_0 в збуджений S_1, час життя її в якому становить 10^{-9}-10^{-6} с. Крім збудженого стану S_1, що називається синглетним, сенсибілізатори мають і триплетний збуджений стан T_1, час життя молекули в якому набагато більший, ніж в синглетному (10^{-3}-10 с). За рахунок такого великого часу життя в триплетному стані молекула сенсибілізатора має можливість взяти участь у взаємодії з іншими молекулами, перш ніж повернутися в основний стан. Залежно від характеру цієї взаємодії розрізняють два типи реакцій.

У реакціях типу I сенсибілізатор взаємодіє безпосередньо з іншою молекулою так, що при цьому виділяється атом водню або здійснюється перенесення електрона. При цьому утворюються радикали, що беруть участь в реакціях з киснем та іншими молекулами.

У реакціях типу II має місце перенесення енергії від збуджених у триплетному стані молекул сенсибілізатора молекулам кисню і переводу його в збуджений синглетний стан, в якому кисень володіє сильними окисними властивостями.

Таким чином, основні етапи реакцій фотосенсибілізації можна схематично зобразити таким чином:

1. Поглинання світла молекулою сенсибілізатора і переведення її в збуджений синглетний стан:



$$S_0 + h\nu \rightarrow S_1; \qquad (25.3)$$

2. Інтерконверсія в триплетний стан:



$$S_1 \rightarrow T_1; \qquad (25.4)$$

Можливі й такі переходи:

2. Флуоресценція:



$$S_1 \rightarrow S_0 + h\nu^{/}; \qquad (25.5)$$

4. Безвипромінювальної перехід:



$$S_1 \rightarrow S_0; \qquad (25.6)$$

При реакціях типу I:

5. Перенесення енергії:



$$T_1 + {}^3O_2 \rightarrow S_0 + {}^1O_2; \qquad (25.7)$$

6. Окислення молекули біологічного субстрату



$${}^1O_2 + M \rightarrow M(O_2). \qquad (25.8)$$

При реакціях типу II:



$$T_1 + M \rightarrow S^{*-} + M^{*+}; \qquad (25.9)$$



$$M^{*+} + {}^3O_2 \rightarrow M(O_2). \qquad (25.10)$$

Тут S^{*-} и M^{*+} означають напів-відновлену і напів-окислену форми біологічного субстрату відповідно.

В цілому, обидві реакції можуть протікати, конкуруючи одна з одною. Ефективність кожного типу залежить від конкретного сенсибілізатора, субстрату, відносних концентрацій кисню і субстрату, швидкісних констант реакції.

Лазерна фотохемотерапія. В основі цієї медичної технології лежить взаємодія лазерного випромінювання з хімічними сполуками – *фотосенсибілізаторами*, які селективно поглинаються злоякісними пухлинами. Внаслідок цієї взаємодії пухлина здатна флуоресціювати (що використовується для діагностики пухлин на ранніх стадіях) або руйнуватися (в чому полягає суть лазерної фотохемотерапії). За 48–72 години в організм вводять шляхом ін'єкції фотосенсибілізатор (наприклад, гематопорфіринові похідні), який вибірково концентрується в злоякісній пухлині. Далі через світловід освітлюють пухлину; активований лазерним випромінюванням сенсибілізатор флуоресціює. Випромінювання флуоресценції надходить крізь другий світловід на оптичну систему, що складається з лінз, фільтра та інтенсифікатора зображення, яке аналізується або візуально, або за допомогою фотоприймача і системи реєстрації. У цьому полягає суть лазерної діагностики злоякісних пухлин.

До деструктивно-модифікуючих реакцій належить також *фотодеградація продуктів*, що зумовлюється спільною дією хімічних сполук і оптичного випромінювання (ультрафіолетового або видимого діапазонів). Так, у процесі технологічної обробки молоко та молочні продукти зазнають спільної дії сенсибілізаторів і світла. Джерелами оптичного випромінювання, яке разом з фотосенсибілізаторами викликає фотодеградацію продуктів, є Сонце, а також електричні світильники, що використовують у виробничих приміщеннях та критих ринках. Вплив світла на якість продуктів проявляється у зміні органолептичних показників (смаку, запаху, зовнішнього вигляду тощо) та фізико-хімічних параметрів (спектральних характеристик, результатів хімічного аналізу тощо) продуктів у процесі їх обробки та зберігання.

Серед основних фотосенсибілізаторів, що є у продуктах і які спричинюють їх руйнування при освітленні, можна виділити вітаміни A, B_{12}, Э, K, B_6, E, B_2, триптофан, залишки ненасичених жирних кислот, жири, фосфоліпіди, харчові пігменти.

В результаті фотосенсибілізації молоко може мати неприємний запах, який оцінюють як пригорілий, капустяний, металевий, маслянистий, картонний. Свіже м`ясо і м`ясні продукти, які зазнали дії випромінювання джерел видимого або ультрафіолетового діапазонів, стають згірклими або змінюють забарвлення. Свіжість м`яса та його яскраво-червоний колір пов'язують звичайно з міоглобіном. Під впливом ультрафіолетового випромінювання (яке

використовують для знищення мікроорганізмів) міоглобін бере участь у процесах окислення або денатурації, що супроводжується втратою кольору м`яса; крім того, має місце збільшення згірклості жирової частини м`яса.

Для зведення до мінімуму фотодеградаційних явищ необхідно використовувати освітлення з довжиною хвилі більше 500 нм (саме у цій області спектра відмічено знижену фотохімічну активність оптичного випромінювання), або рекомендувати упаковку і тару для продуктів, виготовлених із матеріалів, що поглинають випромінювання тієї частини спектра, яке спричинює фотодеградацію.

25.4. Вплив випромінювання ультрафіолетової області спектра на живі організми

Ультрафіолетовий діапазон ділиться на три основних ділянки: УФ-С (100–280 нм), УФ-В (280–315 нм) і УФ-А (315–380 нм).

Вважається, що УФ-С-випромінювання є надзвичайно небезпечним для живих організмів; УФ-В-випромінювання може викликати специфічні, але не завжди руйнівні ефекти в живих організмах; УФ-А-випромінювання не являє собою небезпеки. Сонячне ультрафіолетове випромінювання уражає нуклеїнові кислоти і білки, викликає еритему, канцерогенні ефекти, кон’юнктивіт, ослаблює фотосинтетичну активність рослинних організмів, інгібує рухливість та орієнтацію мікроорганізмів у просторі. Таким чином, живі організми вимушені розробляти власну стратегію щодо оптимізації їх стану та положення у навколишньому середовищі з точки зору забезпечення процесу життєдіяльності під впливом випромінювання видимого діапазону і, в той же час, запобігання руйнівної дії випромінювання ультрафіолетового діапазону.

Дія ультрафіолетового опромінювання сприяє утворенню вітаміну *D*, який характеризується анти рахітичною дією; причому, найсприятливішим є ультрафіолетове випромінювання з максимумом при 297 нм.

Крім того, ультрафіолетове випромінювання характеризується бактерицидною дією; для цього найкраще використовувати довжини хвиль порядку 254 нм. Реалізовані бактерицидні ефекти пов'язані насамперед з деструкцією клітинних білків і тімононуклеїнової кислоти (яка бере участь у процесах

розмноження та ділення клітин). Ультрафіолетове опромінювання повітря в виробничих приміщеннях дає можливість протягом півгодини знищити 63 % бактерій і 45 % спор плісеневих грибів.

Застосовуючи на практиці ультрафіолетове випромінювання, слід пам'ятати, що технологія його використання вимагає ретельного, чіткого вивіреного дозування і врахування спектральних характеристик. Відомо, що ультрафіолетове випромінювання різних спектральних діапазонів може проявляти бактерицидну і антирахітичну дію, але може бути й причиною виникнення кон'юнктивіту, еритеми або онкологічних захворювань (рис. 25.5).

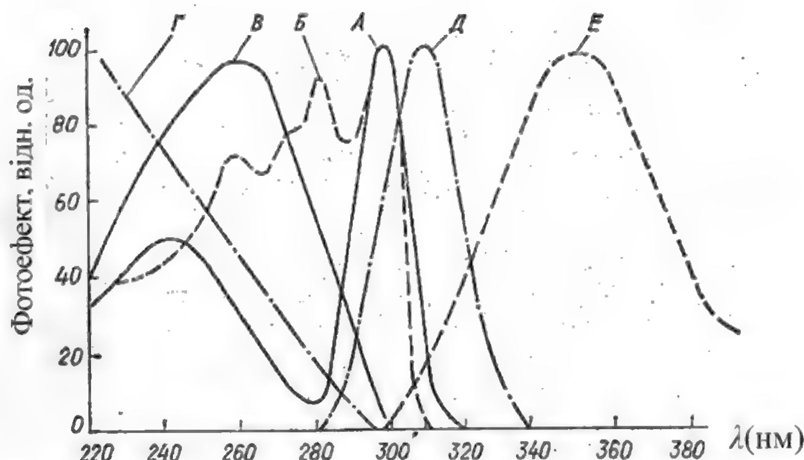


Рис. 25.5. **Спектральний розподіл біологічних ефектів в ультрафіолетовій області спектра.** Тут: *Г* – конюнктивіт; *В* – бактерицидна дія; *Б* – антирахітична дія; *А* – еритема; *Д* – канцерогенна дія; *Е* – утворення меланіну (загар)

25.5. Фоторецепція у живих організмів

Основне призначення фоторецепторної системи живих організмів – забезпечення інформацією про стан умов навколишнього середовища, зокрема, інтенсивності світлового стимулу, просторових і часових характеристик, за допомогою яких організм здатний орієнтуватися відносно одного з найважливіших зовнішніх факторів – світла. Просторові та часові зміни

інтенсивності та напрямку світлового потоку можуть викликати відповідні зміни рухової та поведінкової активності цих організмів.

25.5.1. Зоровий аналізатор ссавців

Сенсорна інформація щодо навколишнього середовища сприймається людиною або твариною у вигляді змін таких параметрів як інтенсивність світла, довжина світлової хвилі, форма, розміри і положення об'єкта. Основним елементом *зорового аналізатора* (сенсорної системи, яка перетворює оптичні стимули в послідовність нервових імпульсів) є *око*; його призначення – фокусування зображення на сітківку, регуляція кількості світла, яке бере участь у формуванні зображення, перетворення зображення оторецепторною системою ока і передача інформації в мозок.

Будову ока ссавців у горизонтальній площині наведено на рис. 22.6. Зовнішній захисний шар, що оточує очне яблуко, називається *склерою.* На передній частині ока склера переходить у прозору шарувату структуру, що зветься *рогівкою.* Задні дві третини ока вкриває пігментований шар – *судинна оболонка.* Саме в цій оболонці знаходиться *сітків-ка*, яка містить фоторецептори. Світло потрапляє в око крізь рогівку в *передню камеру*; так само, як і *задня камера*, вона заповнена прозорою рідиною – *водянистою вологою.* Між передньою і задньою камерами розташована *райдужна оболонка*, яка виконує функції діафрагми. Завдяки скороченню або розслабленню м'язів змінюється величина діаметра *зіниці* – отвору, через який світло проходить у задню частину ока.

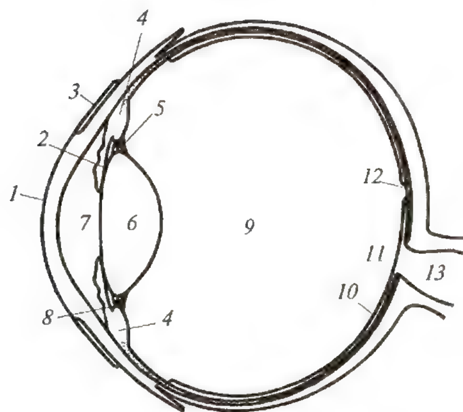


Рис. 22.6. **Будова ока ссавців**: *1* – рогівка; *2* – райдужна оболонка;. *3* – кон'юнктива; *4* – війчастий м'яз; *5* – зв'язки; 6 – кришталик; *7* – передня камера; *8* – зв'язки; *9* – склоподібне тіло; *10* – сітківка; *11* – оптичний диск; *12* – центральна ямка; *13* – зоровий нерв

За райдужною оболонкою знаходиться *кришталик*, радіус кривизни якого може бути змінений за допомогою *війчастого тіла.* Простір між кришталиком та сітківкою заповнений *склоподібним*

тілом – желатиноподібною рідиною. На сітківці, якої врешті–решт досягає світло, є *оптичний диск*, до якого сходяться нервові волокна. Там же розташована *центральна ямка*, яка є місцем найкращого зору.

Цікаво розглянути властивості зорового аналізатора деяких тварин, які в процесі еволюції набули специфічних рис. До них можна віднести коня. Очне яблуко коня асиметричне (рис. 22.7); рогівка розташована поблизу верхньої ділянки ока; сітківка посунута відносно оптичної вісі ока. Війчасті м'язи відіграють незначну роль у зміні радіуса кривизни кришталика. Здатність коня фокусувати зоровий аналізатор на об'єкти, що розташовані на різних відстанях, досягається простим нахилом голови. З кожною зміною положення голови коня змінюється фокусна відстань – від 40 до 45 мм. Ще однією особливістю зорового аналізатора коня є форма зіниці – у молодих коней вона кругла, після 5–6 років форма зіниці наближається до еліпсоїдальної.

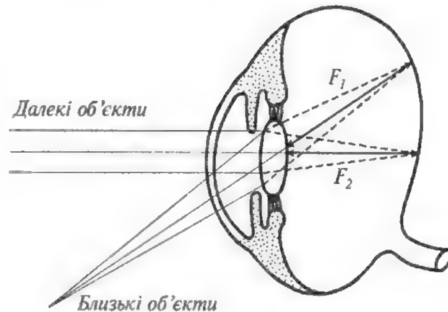


Рис. 22.7. **Асиметрична форма очного яблука коня.**

25.5.2. Механізми зору ссавців

Світловий потік, що потрапляє в око, зазнає заломлення на роговій оболонці (n = 1,376; r = 7,8 мм). Після цього має місце заломлення під час переходу з рогової оболонки в передню камеру (n = 1,336). Подальше заломлення відбувається в кришталику, показник заломлення якого поступово зростає від 1,386 до 1,406 в напрямку його ядра. За кришталиком прямує внутрішня камера ока (n = 1,336). Таким чином, структура ока включає чотири сферичних межі розподілу середовищ з різними показниками заломлення (рис. 22.8).

Сітківка ссавців складається з п'яти типів клітин – фоторецепторних, біполярних, горизонтальних, амакринових і гангліозних (рис. 22.9). Фоторецепторні клітини (палички і колбочки) знаходяться в контакті з біполярними клітинами, які здійснюють зв'язок з гангліозними клітинами. Останні передають потенціал дії мозку. Горизонтальні клітини з'єднують по горизонталі

фоторецепторні і гангліозні клітини; амакринові з'єднують по горизонталі біполярні і гангліозні клітини.

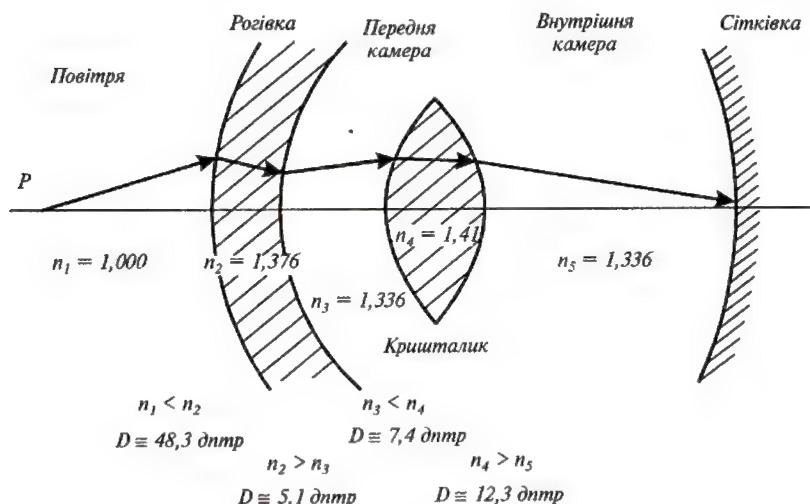


Рис. 22.8. **Заломлювальна здатність ока**

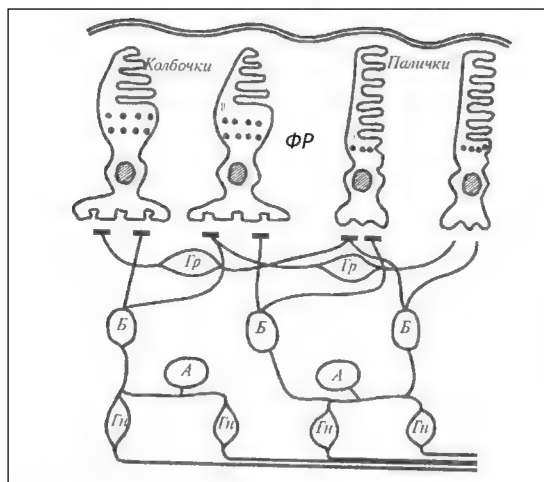


Рис. 22.9. **Основні типи клітин сітківки**: *ФР* – фоторецепторні; *Б* – біполярні; *Гр* – горизонтальні; *А* – амакринові; *Гн* – гангліозні

Фоторецепторні клітини містять зорові пігменти – *родопсин* в паличках і *йодопсин* в колбочках. Максимальна світлова чутливість родопсину припадає на 510 нм в блакитно-зеленій ділянці спектра. Внаслідок освітлення родопсин бере участь у послідовності хімічних реакцій, відомих як родопсиновий цикл. Поглинання родопсином кванта світла призводить до його хімічного розкладу на більш прості компоненти;

закінчується родопсиновий цикл зворотною рекомбінацією простих компонентів у родопсин. Всі ці процеси супроводжуються появою рецепторного потенціалу. Таким чином, зір являє собою складний ланцюг ініціації світлом фотохімічних реакцій в зорових пігментах, перетворень молекул фотопігментів, зміни проникності мембрани фоторецептора, утворення електричного потенціалу в фоторецепторній мембрані і передачі електричного імпульсу від зорового нерва мозку.

25.5.3. Зоровий аналізатор птахів

Зоровий аналізатор птахів призначений не лише для створення зорових зображень; функції його полягають також у формуванні кольорових образів, що важливо з точки зору розпізнавання статевих партнерів, суперників та ворогів

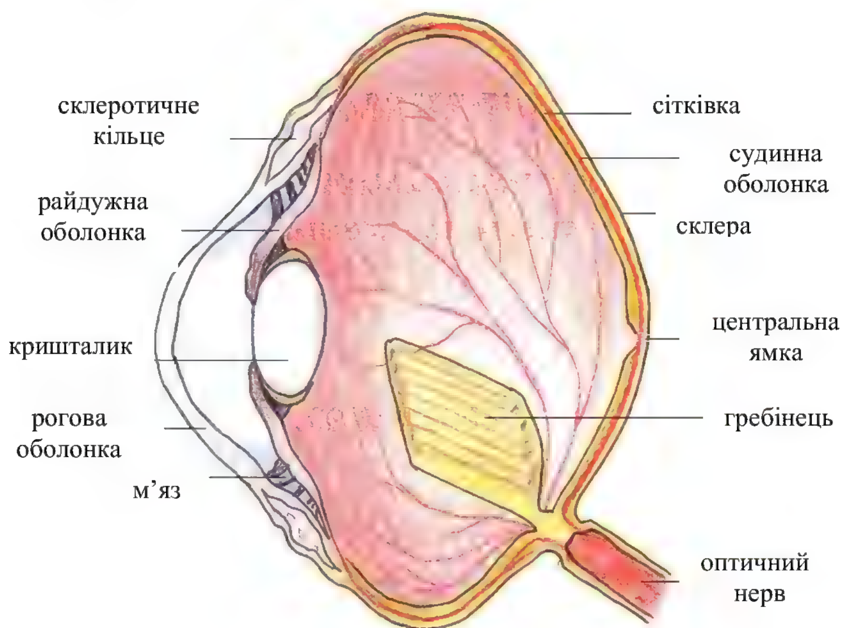


Рис. 22.10. **Зоровий аналізатор птаха**

и

пристроями для підвищення гостроти зору – центральною ямкою і гребінцем.

. Більшість птахів проводить весь свій час у пошуках корму, але спосіб життя у них різний. Вони можуть вести денний або нічний

спосіб життя; деякі з них літають високо над поверхнею землі. Все це накладає відбиток на будову і функції зорового аналізатора, що сформувався протягом еволюції. Можна розрізнити чотири основних типи будови ока у птахів (Рис. 22.11): *рурчастий (циліндричний)* тип ока зустрічається у сов; *плоский* – притаманний курям; *кулеподібний* – характерний для птахів-хижаків;

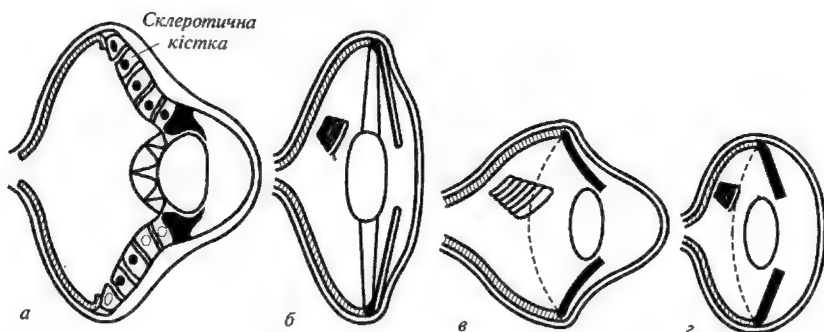


Рис. 22.11. **Основні типи будови ока у птахів**: *а* – рурчастий (циліндричний); *б* – плоский; *в* – кулеподібний; *г* – плоскосферичний

плоскосферичний можна знайти у співочих птахів. Таким чином, птахи відрізняються не лише формою ока, а й його внутрішньою структурою.

✓ *Для допитливих*

Птахи-хижаки, такі як орли, соколи, яструби мають зір у 8 разів гостріший ніж у людини. Беркут (*Aquila chrysaetos*) здатний побачити зайця на відстані 1,6 км.

25.5.4. Зоровий аналізатор риб

Структуру ока риби наведено на рис.22.12. Для захисту рогівки від великих тисків і піску око обладнане *оболонкою* – твердим прозорим утворенням. Коефіцієнти заломлення оболонки, рогівки і води приблизно однакові. Фокусування ока на об'єкт здійснюється за допомогою *втя-гувального м'яза*, який пе-ресуває кришталик вздовж оптичної осі рогівки.

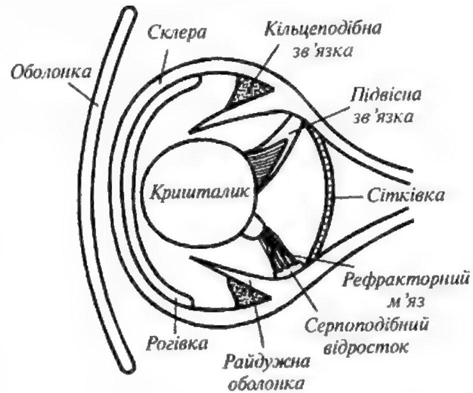


Рис. 22.12. **Зоровий аналізатор риби**

25.5.5. Фоторецепція у комах

Реакція на світло у комах здійснюється за допомогою двох складних очей і трьох простих (рис.22.13). Складається просте око з прозорої лінзи, шару зорових клітин (близько 800) і зорового нерва (рис.22.14). На сітківці простого ока не формується зорове зображення; в той же час, прості очі в змозі сприймати такі параметри оптичного випромі-нювання як інтенсивність, період і спектральний склад. Вважається, що прості очі здатні реагувати на сутінки або світанок, забезпечуючи орієнтацію комахи в умовах зниженої освітленості.

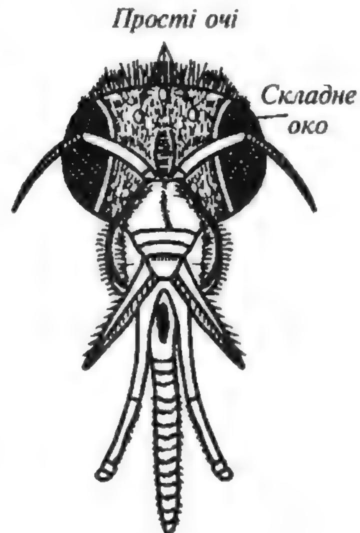


Рис. 22.13. **Зоровий аналізатор комахи** (бджоли)

Складні очі мають фасеткову структуру, яка формує мозаїчну картину. Складається складне око з набору *оматидіїв*, кількість яких становить 25000 у жуків, 8000–10000 у бджіл, 4000 у мух, 100–1000 у мурашок. Основними елементами оматидія є кришталикова лінза (рогівка), кришталиковий конус, пігментні клітини, фоторецептор, рабдом (ретинальна клітина).

Зовнішній вигляд складного ока показано на рис.22.15, *а*, а оматидія – на рис.22.15,*б*. У бджоли, наприклад, до внутрішнього кінця кришталикового конуса приєднано вісім радіально розташованих зорових клітин, завдяки яким комаха здатна сприймати поляризацію відбитого сонячного випромінювання і здійснювати орієнтацію у просторі.

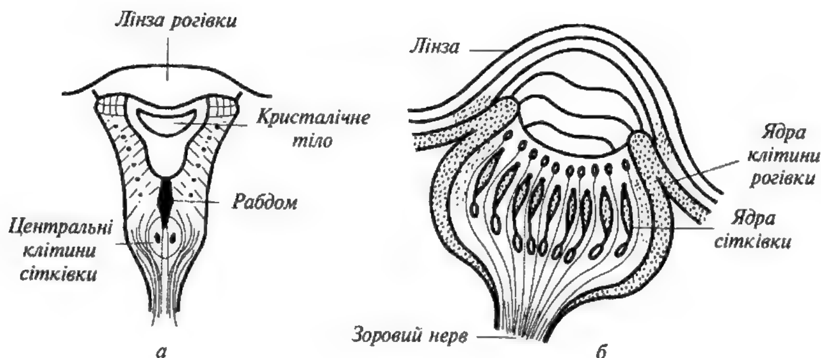


Рис. 22.14. **Просте око комахи:** *а* – латеральне; *б* – дорсальне

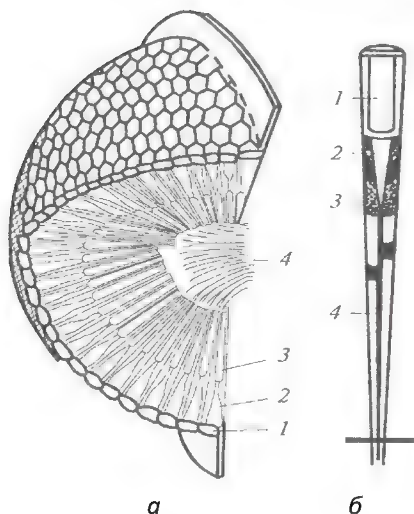


Рис. 22.15. **Складне око бджоли:** *а* – фасеткова структура складного ока (*1* – рогівка; *2* – кришталиковий конус; *3* – палички сітківки; *4* – зоровий нерв); *б* – структура оматидія (*1* – кришталева лінза; *2* – кришталиковий конус; *3* – пігментна клітина; *4* – ретинальна клітина)

Щодо здатності комах сприймати колір, то слід відмітити, що взагалі стимулюючою дією характеризуються довжини хвиль в діапазоні 250–700 нм. Вважається, що метелики, мухи і деякі жуки реагують на синій колір; бджоли – на червоний, жовтий, зелений і синьо-зелений. Крім того, комахам притаманна чутливість до ультрафіолетового випромінювання. Але можливим поясненням відвідування комахами кольорових квітів є їх здатність розрізняти інтенсивність випромінювання, відбитого від різних частин квітки.

25.5.6. Фоторецепція у водоростей

У літературі [Foster, Smith, 1980; Kreimer, 1994] висвітлені відомі механізми фоторецепції і фотоорієнтаціі водоростей, серед яких можна виділити такі.

Періодичне освітлення і затінення стигмою фоторецептора. У процесі обертання клітини навколо своєї поздовжньої осі виникає амплітудна модуляція світла, що потрапляє на фоторецептор, величина якої залежить від напрямку руху клітини по відношенню до напрямку поширення стимулюючого світла (рис. 22.16).

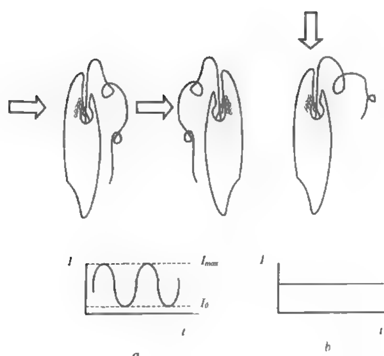


Рис. 22.16. **Модуляційний механізм фотоорієнтації *Euglena gracilis***: амплітудна модуляція інтенсивності світла (*а*), що потрапляє на фоторецептор збоку, яка змінюється від максимального значення (I_{max}) до нульового (I_0) з подальшим биттям джгутика; модуляція світла і биття джгутика відсутні, якщо світло спрямоване паралельно поздовжньої осі (*б*) [Colombetti et al., 1982].

Хвилеводний механізм. Передбачається поширення бокового світла перпендикулярно поздовжньої осі клітини через спарені тилакоїди, розташовані перпендикулярно до площини пігментованого шару стигми та поздовжньої осі клітини. Ці хлоропластні тилакоїди характеризуються високим коефіцієнтом заломлення в порівнянні зі світло-пофарбованими проміжками між ними і утворюють специфічний хвилевід для світла, що поширюється по ним (рис. 22.17).

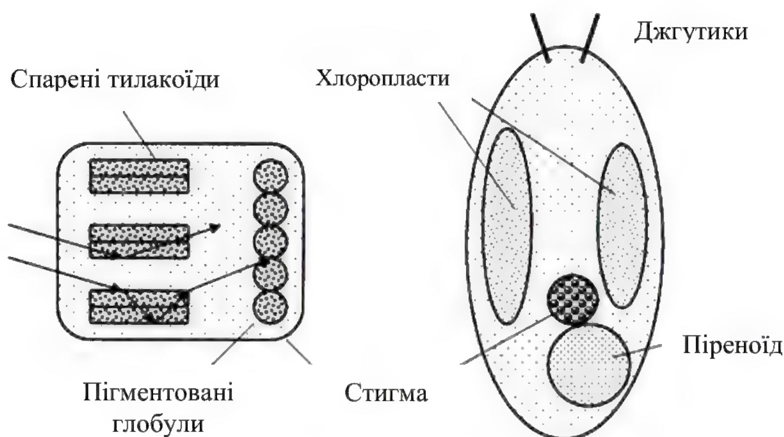


Рис. 22.17. **Схема будови і розташування фоторецепторной системи *Chroomonas Hansg .***: 1 – виріст хлоропласта, в якому знаходиться шар великих пігментованих глобул (стигма) і спарені тилакоїди з фото-рецепторними пигментам; 2 – місце розташування фоторецепторной системи всередині клітини *Chroomonas* [Foster, Smyth, 1980].

Таким чином, клітина реагує на світловий стимул за умови потрапляння його на певну, черевну частину бокової поверхні. Такий механізм виявлений у кріптофітових водоростей *Chroomonas Hansg*. і *Cryptomonas Ehrenb*.

Оцеллоідний механізм. Подібний механізм притаманний представникам дінофітових водоростей з сімейства *Warnowiaceae* [Foster, Smyth, 1980]. Фоторецепторна система цих водоростей представлена особливою спеціалізованої органелою – *оцеллоідом*, який сягає 20 мкм довжини і 6-15 мкм в діаметрі. Ультраструктура оцеллоіда вивчена у трьох родів: *Nematodium, Warnowia* і

Erythropsidinium. Структура оцелоіду у *Nematodium armatum* предстпавлена на рис. 33.18.

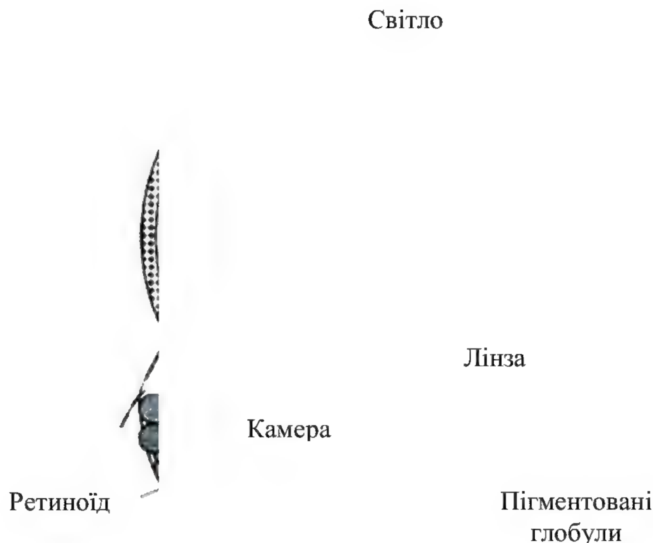


Рис.22.18. **Структура оцелоіду *Nematodium armatum*** [Omodeo, 1975]

Він характеризується яйцеподібною структурою і забезпечений лінзою, яка направляє паралельні промені світла глибоко в ретиноїд, покритий шаром ліпідних глобул. Очна камера знаходиться між лінзою і ретиноїдом. Об'єкти, які рухаються поряд з оцелоідом у водному середовищі, фокусуються на ретиноїд, створюючи сигнал, інтенсивність якого залежить від відстані, розміру та напрямку об'єкта [Omodeo, 1975]. Оптичні процеси в оцелоідній системі включають в себе фокусування світла лінзою,

обмеження світлового потоку структурними елементами оцелоіда, заломленням та інтерференцію.

Он характеризуется яйцевидной структурой и снабжен линзой, которая направляет параллельные лучи света глубоко в ретиноид, покрытый слоем липидных глобул. Глазковая камера находится между линзой и ретиноидом. Объекты, движущиеся рядом с оцеллоидом в водной среде, фокусируются на ретиноиде, создавая сигнал, интенсивность которого зависит от расстояния, размера и направления объекта [Omodeo, 1975]. Оптические процессы в оцеллоидной системе включают в себя фокусировку света линзой, ограничение светового потока структурными элементами оцеллоида, преломление и интерференцию.

Інтерференційний механізм. Згідно з висновками Фостера і Сміта [Foster's, Smith, 1980], стигма, яка складається з кількох послідовних пігментованих і непігментованиїх шарів (деякі зелені водорості мають до дев'яти таких пігментованих шарів), і імовірно розташована під фоторецептором, виконує функції багатошарової чверть-хвильової (інтерференційної) пластини (Рис.22.19).

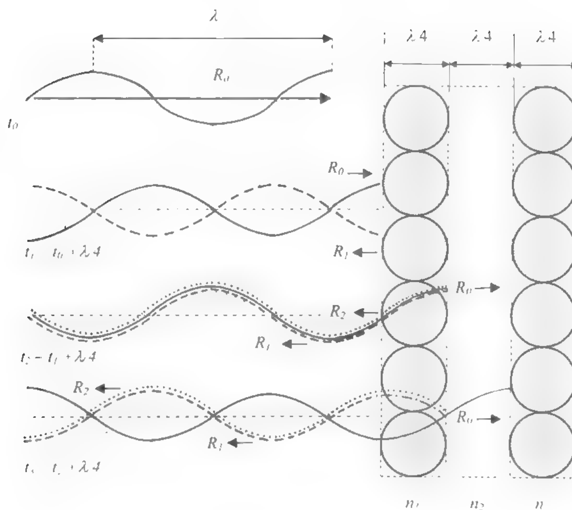


Рис.22.19. **Взаємодія світла з чверть-хвильовою пластиною, що утворюється кількома послідовними пігментованими і непігментованими шарами** [Foster, Smyth, 1980].

Якщо світлові промені потрапляють на бокову частину клітини, де розташована стигма, фоторецептор отримує сигнал посиленої інтенсивності, яка дорівнює сумі інтенсивності падаючого і відбитого від кожного шару світла. Під час освітлення протилежної сторони клітини сигнал, що отримується фоторецептором, послаблюється завдяки поглинанню світла внутрішнім вмістом клітини і стигмою, а також відбитим від стигми світлом. Таким чином, модулюючи світло, стигма утворює антену, яка визначає місце розташування джерела світла. Описаний ефект посилюється завдяки чергуванню в стигмі кількох пігментованих і непігментованих шарів з періодичністю приблизно рівною чверті довжини хвилі сприйманого світла. При висвітленні клітини з боку стигми в результаті інтерференції падаючого і відбитого світла кількома пігментованими шарами стигми утворюється кілька максимумів інтенсивності, місце розташування яких збігається з місцем розташування плазмалеми і тилакоїдних мембран, що знаходяться всередині стигми. При освітленні клітини з протилежного боку виникає кілька мінімумів в тих же положеннях всередині стигми, що підсилює контраст у сприйнятті світла, яке падає з двох протилежних боків.

Передбачається, що подібний механізм притаманний представникам *Chlorophyceae, Prasinophyceae* і деяким видам *Dinophyceae* [Foster, Smyth, 1980], які мають багатошарові стигми.

Дифракційний механізм. У багатьох зелених водоростей стигма складається з єдиного шару пігментованих глобул. З 66 досліджених видів зелених водоростей 40 мають одношарову стигму [Melkonian, Robenek, 1984]. Одношарові стигми спостерігаються у празінофіцієвих (*Mantoniella squamata* (Manton et Parke) Desikach., *Monomastix* Scherff., *Nephroselmis* Stein [Melkonian, Robenek, 1984]). Вони виявлені у ряду видів *Chlamydomonas*, наприклад, у *Chlamydomonas moewusii* Gerloff [Walne, Arnott, 1967].

Для таких водоростей, що мають одношарову стигму, запропонований можливий *дифракційний механізм* фоторецепції [Посудин, Масюк, 1996; Posudin, Massjuk, 1996]. Запропонований дифракційний механізм фоторецепції грунтується на тому факті, що пігментовані глобули стигми є періодичними структурами, які виконують функції дифракційної решітки. При взаємодії світлової хвилі з такими періодичними структурами має місце дифракція

світла, що супроводжується утворенням дифракційних максимумів. Інтенсивність і просторове положення цих максимумів залежить від геометрії дифракційної решітки (у нашому випадку – розмірів глобул і інтервалів між ними, загальної кількості глобул), а також від кута падіння світла на решітку і довжини світлової хвилі. Залежно від ступеня збігу дифракційного максимуму з місцезнаходженням фоторецептора, імовірно розташованого в плазмалемі безпосередньо над стигмою, змінюється величина світлового сигналу, що потрапляє на фоторецептор, який керує биттям джгутиків і приводить до фотоорієнтації клітини.

Розглянемо взаємодію світла з періодично розташованими пігментованими глобулами стигми, що створюють дифракційну решітку з періодом $d = D + s$, де D – діаметр глобули; s – проміжок між глобулами. При падінні світла з довжиною хвилі λ під кутом θ_0 на таку дифракційну решітку, що складається з N глобул діаметром D, розділених проміжками s, відбувається взаємодія хвиль, відбитих від різних глобул (промені 2 і 3 на рис. 22.20).

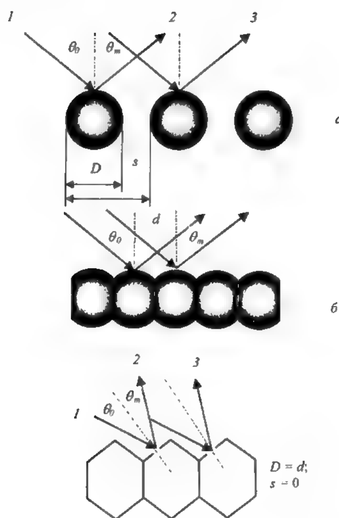


Рис. 22.20. **Схематичне зображення оптичних явищ, що відбуваються при взаємодії світла з періодичною структурою, утвореної окремими сферичними глобулами стигми (*а*) або глобулами, з'єднаними в суцільний шар (*б, в*).** Тут θ_0 і θ_m – кути падіння і дифракції світла; $d = D + s$ період дифракційної решітки, утвореної глобулами діаметром D, розділеними проміжками s; 1– падаючий промінь світла; 2, 3 – промені світла, відбиті від глобул та які взаємодіють один з одним [Посудин, Масюк, 1996; Posudin, Massjuk, 1996].

В результаті після відбиття світла від решітки утворюються дифракційні максимуми, положення яких визначається рівнянням [Борн, Вольф, 1973]:

$$p = d(sin\theta - sin\theta_0) = m\lambda, \qquad (8.1)$$

де p – параметр дифракції; θ – кут між нормаллю до решітки і напрямом на дифракційний максимум (кут дифракції); *m* – ціле число ($m = 0; \pm1; \pm2;\ldots$), що дорівнює кількості довжин хвиль, на яке хвиля від деякого елемента даного проміжку відстає від хвилі, що виходить від такого ж елемента сусіднього проміжку, або випереджає її. Інтенсивність дифракційного максимуму *m*-го порядку складним чином залежить від параметра дифракції *p*, який, у свою чергу, залежить від кута θ дифракції і довжини хвилі λ падаючого світла.

Залежність розрахованої на комп'ютері інтенсивності дифракційних максимумів *F(p)* від параметра *p* дифракції, а отже, і кута дифракції для випадку нормального падіння ($\theta_0 = 0$) світла і для довжини хвилі $\lambda = 480$ нм представлена на рис. 22.21.

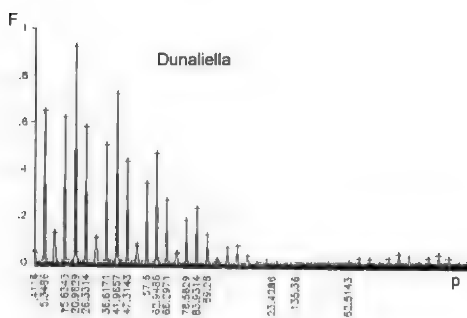


Рис. 22.21. **Залежність інтенсивності дифракційних максимумів *F* від дифракційного параметра $p = \sin\theta$ для випадку нормального падіння світла на дифракційну решітку ($\theta_0 = 0$).** Використано параметри стигми *Dunaliella salina* Teod .: $N = 18$; $D = 91{,}5$ нм (діаметр глобул); s – 3,5 нм (відстань між глобулами); $\lambda =$ 480 нм (довжина хвилі) [Посудин, Масюк, 1996; Posudin, Massjuk, 1996].

Крім того, положення дифракційних максимумів суттєво залежить від довжини хвилі λ.

25.6. Дослідження зорового аналізатора

25.6.1. Принципи електроретинографії

Опромінювання світлом зорового аналізатора призводить до послідовних перетворювань родопсина - від 11-цис ретиналю до транс-модифікацій (Рис.22.22).

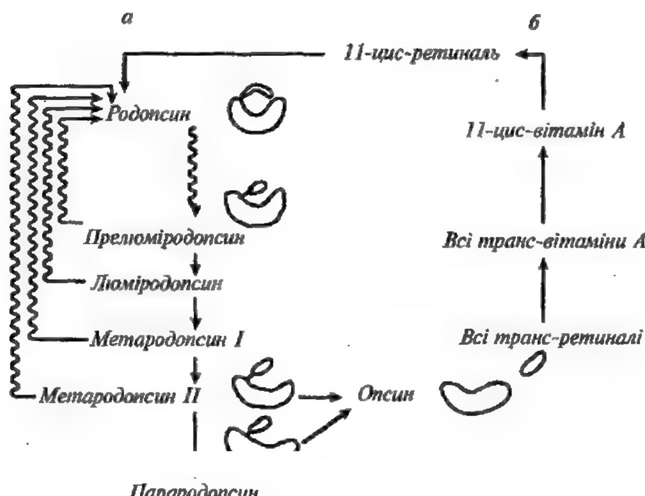


Рис. 22.22 . **Послідовність фотохімічних перетворень родопсину під впливом світла у ряд проміжних модифікацій (*а*) та відновлення родопсину (*б*)**

Цей фотохімічний процес супроводжується відповідними змінами електричного потенціалу, що вимірюється на сітківці. Дослідження функціонального стану сітківки ока шляхом реєстрації біологічних потенціалів, що виникають у ній при світловому подразненні називається *електроретинографією.* Реєстрацію біопотенціалів здійснюють за допомогою спеціально сконструйованої контактної лінзи, пов’язаною з хлоридсрібним провідником. Цей електрод сферичної форми, заповнений сольовим розчином, розміщують на роговій оболонці ока, а другий, опорний електрод – на лбу, скроні чи мочці вуха. Типова *електроретинограма (ЕРГ),* яку наведено на рис.22.23, має характерні максимуми *R, a*, *b*, *c* і *d*, за появу яких відповідають певні шари сітківки.

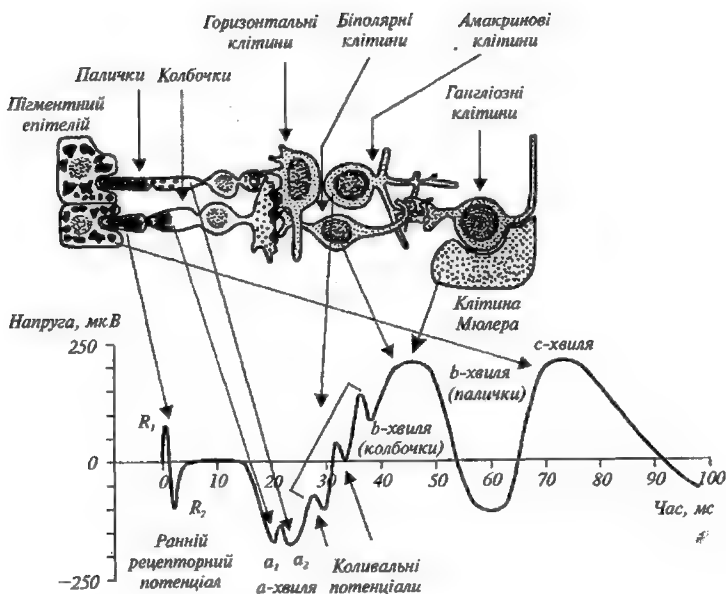


Рис. 22.23. **Клітини сітківки та їх реакція на світловий імпульс**

Самий ранній сигнал утворюється завдяки первинним змінам молекул зорових пігментів фоторецепторних клітин під впливом світла. Цей сигнал складається з позитивного R_1 та негативного R_2 відхилень, які разом називають *раннім рецепторним потенціалом (РРП).* Далі, через близько 2 мс, виникає *пізній рецепторний потенціал (ПРП).* Цей потенціал складається з негативної *а-хвилі*, у формуванні якої беруть участь палички і колбочки. Використовуючи світлові стимули різної довжини хвилі, можна відрізнити потенціали палочок та колбочок: так, під дією слабкого синього світлового імпульсу на адаптоване у темряві око виникає ЕРГ паличок, тоді як яскравий червоний імпульс індуцює появу ЕРГ колбочок. Другий максимум ЕРГ – позитивна *b-хвиля.* Ця хвиля пов’язана з відгуком біполярних клітин сітківки. Крім того, появу *b*-хвилі можна пояснити присутністю во внутрішніх шарах сітківки так званих клітин Мюлера, трансмембранний потенціал яких залежить від змін внутрішньоклітинного калію при стимулюванні фоторецептора. Крім

того, потенціал дії гангліозних клітин також залежить від потоку калію. Всі ці події викликають появу *b*-хвилі. Далі йде позитивна повільна *с-хвиля*, яка виникає завдяки пігментному епітелію як наслідок взаємодії з паличками. Крім того, електроретинограма містить *коливальні потенціали*, які виникають на тлі *b*-хвилі. Хоча вони виникають во внутрішніх шарах сітківки і вимагають яскравого світлового стимула, значення цих хвиль поки ще невідомо. Таким чином, поява всіх цих максимумів спричинюється змінами проникності мембран рецепторних, біполярних і гангліозних клітин.

25.6.2. Внутрішньоочний тиск

Водяниста волога, що заповнює передню та задню камери ока, утворюється за рахунок війчастого процесу. Вважається, що вона формується шляхом активного транспорту хлориду натрію і, можливо, іонів гідрокарбонату у задню камеру. Регулюється цей процес осмотичним тиском. Водяниста волога перетікає крізь зіницю з задньої камери у передню і поглинається в області між рогівкою і райдужною оболонкою. Процес поглинання регулюється градієнтом тиску. При порушенні поглинання водянистої вологи венозною системою внутрішньоочний тиск збільшується, оскільки процес утворення вологи продовжується. Така патологія отримала назву *глаукоми*. Наслідком цього захворювання є підвищення тиску в кровоносній системі і сліпота.

Розглянемо процес вимірювання внутрішньоочного тиску.

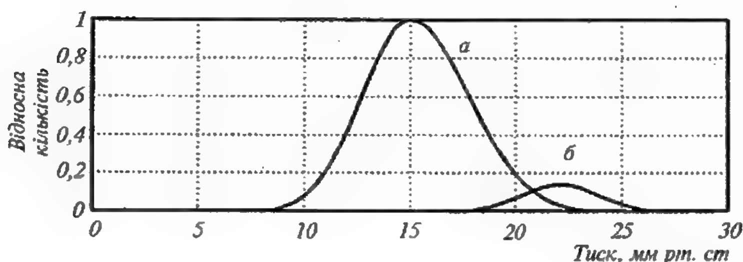


Рис. 22.24 . **Розподіл внутрішнього тиску серед здорових пацієнтів (*а*) та уражених глаукомою (*б*)**

На внутрішньоочний тиск впливає ряд факторів, а саме: тиск крові, ліки, положення пацієнта, мигання тощо. Проблема полягає в неінвазійному (неруйнівному) вимірюванні внутрішньоочного тиску.

Око являє собою заповнену рідиною сферу; вимірювання тиску можна здійснювати шляхом оцінки деформації сфери при накладанні зовнішньої сили. Принцип дії *тонометра* (приладу для вимірювання тиску) пояснюється на рис.22.25.

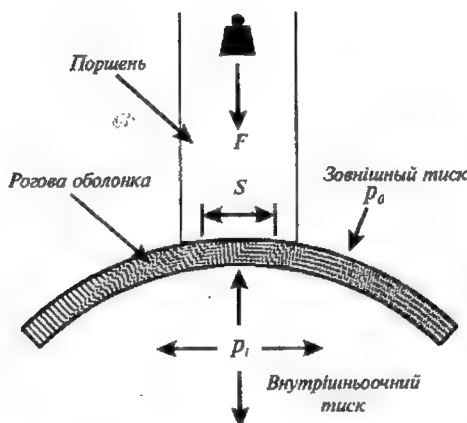


Рис. 22.25. **Принцип роботи тонометра для вимірювання внутрішньоочного тиску**

Поверхневий натяг α пов'язаний з різницею тисків Δp на сферичній поверхні формулою Лапласа:

$$\Delta p = 2\frac{\alpha}{R}, \qquad (29.1)$$

де R - радіус кривизни (в даному випадку - очного яблука).

Якщо стінку сфери сплющити (тобто $R \rightarrow \infty$), то Δp прямуватиме до нуля. В той же час, слід пам'ятати, що тиск залежить від зовнішньої сили:

$$p = \frac{F}{S}. \qquad (29.2)$$

Таким чином, вимірювання розмірів сплощеної під впливом зовнішньої сили частини рогової оболонки ока дає можливість оцінити внутрішньоочний тиск. Процес вимірювання здійснюється

оптичним методом після використання флуоресцентного препарату (флуоресцеїну натрію) і візуалізації сплощеної зони. Зовнішню силу можна реалізувати завдяки потоку повітря, який діє на око і деформує рогову оболонку. Вимірювання швидкості руху та об'єму повітря, а також результуючої деформації рогової оболонки дає можливість оцінити внутрішньоочний тиск.

25.6.3. Тестування світловим імпульсом

Внаслідок потрапляння світла в зіницю остання звужується. Така реакція отримала назву *первинного зіничного рефлексу*. Світловий імпульс стимулює утворення потенціалів дії гангліозними клітинами і їх передачу вздовж зорового нерва. Первинний зіничний рефлекс свідчить про цілісність сітківки, нормальне функціонування зорового нерва та інервацію зіниці. Якщо направити світловий імпульс тільки в одне око, звуження зіниці буде спостерігатися й в неосвітленому оці. Така реакція, що називається *опосередкованим зіничним світловим рефлексом*, дає уявлення щодо цілісності розташованого на протилежному боці рухового краніального (черепного) нерва ока.

25.6.4. Дефекти зору

Міопія (короткозорість). Нормальне око забезпечує фокусування паралельного пучка світла строго на сітківці. Якщо ж точка фокусу знаходиться перед сітківкою, такий дефект називають *міопією* (*короткозорістю)*. В цьому випадку пацієнт бачить чітко лише близькорозташовані об'єкти. Найвіддаленіша точка, яка створює різке зображення на сітківці, називається *дальньою точкою ока*. Позбавитись міопії можна за допомогою окулярів, оснащених розсіювальними лінзами (рис.22.26). Фокусна відстань лінз F підбирається за допомогою співвідношення:

$$\frac{1}{F}=\frac{1}{d}+\frac{1}{f}, \qquad (29.3)$$

де d – відстань до об'єкта, f – відстань до дальньої точки.

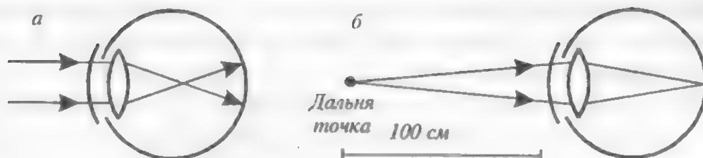


Рис. 22.26. **Принцип уникнення міопії за допомогою розсіювальної лінзи**

Звичайно, в геометричній оптиці на рисунках прийнятий напрямок поширення зліва направо. Відрізки d і f вважаються додатними, якщо їх напрямок збігається з напрямком поширення світла, і навпаки.

Гіперметропія (далекозорість). В цьому випадку паралельний пучок світла фокусується за сітківкою. Дефекту позбавляються за допомогою збираючих лінз (рис.22.27). Найближча точка, яка ще створює різке зображення на сітківці, називається *ближньою точкою ока*.

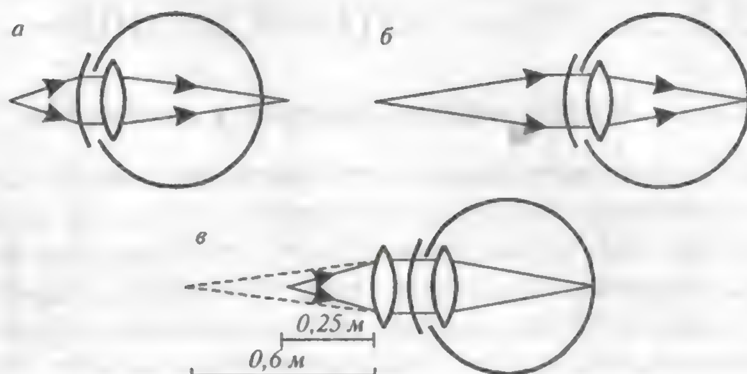


Рис. 22.27. **Принцип уникнення гіперметропії за допомогою збиральної лінзи**

Якщо відстань до ближньої точки $f^{/}$, об'єкт знаходиться на віддалі d від ока, то фокусну відстань F збиральної лінзи підбирають із співвідношення:

$$\frac{1}{F} = \frac{1}{d} - \frac{1}{f^{/}} . \qquad (29.4)$$

Презбіопія (старече далекозорість). Зі старінням організму м'язи повік слабнуть, що призводить до труднощів при фокусуванні кристалика на об'єкт. Компенсувати цей дефект можна за допомогою збиральних лінз. За наявності короткозорості рекомендуються біфокальні окуляри: верхня половина лінз компенсує міопію, а нижня - презбіопію.

Астигматизм. Цей дефект зору викликаний відсутністю симетрії сітківки. Перевірити наявність астигматизму можна за допомогою рис.22.28: пацієнт в цьому випадку бачить одні лінії більш чітко, ніж інші. Виправити дефект можна за допомогою циліндричних лінз.

Хроматична аберація. Всі оптичні лінзи заломлюють більш інтенсивно світло з меншою довжиною хвилі (рис.22.29). В результаті зображення на сітківці білої плями в дійсності не біле, а затуманене з кольоровим ореолом. Хроматична аберація зростає в короткохвильовому діапазоні.

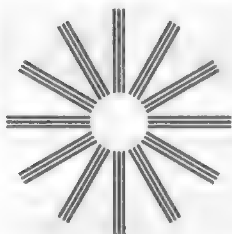


Рис. 22.28. **Картина для перевірки наявності астигматизму**

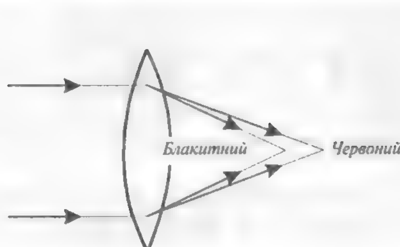


Рис. 22.29. **Хроматична аберація оптичної лінзи**

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Назвати параметри оптичного випромінювання.
2. Що таке енергетичні та світлові величини?
3. Охарактеризувати сонячну сталу.
4. Які характеристики оптичного випромінювання впливають на тварину?
5. Назвати фотобіологічні реакції рослинних систем.
6. Як впливає ультрафіолетове випромінювання на живі організми?
7. Охарактеризувати особливості зорового аналізатора у комах.
8. Зобразити і назвати основні елементи зорового аналізатора ссавців.
9. Дати характеристику відмінних особливостей зорового аналізатора коня.
10. Дати характеристику відмінних особливостей зорового аналізатора риб.
11. Які функції гребінця в зоровому аналізаторі птахів?
12. Назвати основні фоторецепторні клітини та зорові пігменти.

ДОДАТОК

Фізичні сталі

Символ	Назва	Величина і одиниці
c	Швидкість світла у вакуумі	$2{,}99792458 \cdot 10^{8}$ м $\cdot$ с$^{-1}$
N_A	Число Авогадро	$6{,}0221367(36) \cdot 10^{23}$ (моль)$^{-1}$
$R=N_A \cdot k$	Універсальна газова стала	$8{,}3145510(70)$ Дж $\cdot$ моль$^{-1}$ $\cdot$ К$^{-1}$; $8{,}314 \cdot 10^{-3}$ л·МПа·моль$^{-1}$·К$^{-1}$
$k = R/N_A$	Стала Больцмана	$1{,}380658(12) \cdot 10^{-23}$ Дж $\cdot$ К$^{-1}$
kT	Стала Больцмана · температура	0,0235 еВ при 0^0С 0,0253 еВ при 20^0С
RT	Універсальна газова стала · температура	$2{,}271 \cdot 10^{3}$ Дж $\cdot$ моль$^{-1}$ при 0 ^{0}С; $2{,}437 \cdot 10^{3}$ Дж $\cdot$ моль$^{-1}$ при 20 ^{0}С.
e	Елементарний заряд	$1{,}60217733(49)$) $\cdot 10^{-19}$ Кл
ε_0	Електрична стала	$8{,}854187817 \cdot 10^{-12}$ Кл^{2} $\cdot$ Н$^{-1}$ $\cdot$ м$^{-2}$
μ_0	Магнітна стала	$12{,}566370614 10^{-7}$ Н $\cdot$ А$^{-2}$
$F = N_A \cdot e$	Число Фарадея	$9{,}648456 \cdot 10^{4}$ Кл $\cdot$ моль$^{-1}$
RT/F		25,3 мВ при 20^0С
$2{,}303RT/F$		58,2 мВ при 20^0С
h	Стала Планка	$6{,}626075(40) \cdot 10^{-34}$ Дж $\cdot$ с
$\hbar = h/2\pi$	Стала Планка	$1{,}05457266(63) \cdot 10^{-34}$ Дж $\cdot$ с
σ	Стала Стефана – Больцмана	$5{,}67051(19) \cdot 10^{-8}$ Вт $\cdot$ м$^{-2}$ $\cdot$ К$^{-4}$
B	Стала в законі зміщення Віна	0,002897756 м $\cdot$ К
u	Атомна одиниця маси	$1{,}6605402(10) \cdot 10^{-27}$ кг
$\mu_Б = e\hbar/2m_e$	Магнетон Бора	$9{,}2750154(31) \cdot 10^{-24}$ Дж/Тл
$\mu_{яд} = e\hbar/2m_{пр}$	Ядерний магнетон	$5{,}0507866(17) \cdot 10^{-27}$ Дж/Тл
$\lambda_K = h/m_e c$	Стала Комптона	$2{,}42631058(22) \cdot 10^{-12}$ м
m_e	Маса електрона	$9{,}1093897(54) \cdot 10^{-31}$ кг
$m_{пр}$	Маса протона	$1{,}672623(10) \cdot 10^{-27}$ кг
$m_н$	Маса нейтрона	$1{,}6749286(10) \cdot 10^{-27}$ кг
$еВ$	Електрон-Вольт	$1{,}60217733 (49) \cdot 10^{-19}$ Дж

Психрометричні таблиці

1. Пружність водяної пари, мм рт. ст.

Температура повітря, ^0C	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
0	4,58	4,61	4,65	4,68	4,71	4,75	4,79	4,82	4,85	4,89
1	4,92	4,96	5,00	5,03	5,07	5,10	5,15	5,18	5,21	5,25
2	5,29	5,33	5,37	5,41	5,45	5,48	5,52	5,57	5,60	5,64
3	5,69	5.72	5,76	5,84	5,89	5,93	5,93	5,97	6,02	6,05
4	6,10	6,14	6,18	6,23	6,27	6,32	6,36	6,41	6,45	6,50
5	6,54	6,59	6.63	6,68	6,73	6,77	6,82	6,87	6,92	6,96
6	7,01	7,06	7,11	7,16	7,21	7,26	7,31	7,36	7.41	7,46
7	7,52	7,54	7,61	7,67	7,72	7,77	7,83	7,88	7,94	7,99
8	8,04	8,10	8,15	8,21	8,27	8,33	8,38	8,44	8,49	8,55
9	8,61	8,67	8,72	8,78	8,84	8,90	8,96	9,02	9,08	9,15
10	9,21	9,27	9,33	9,40	9,46	9,53	9,59	9,65	9.71	9,78
11	9,85	9,91	9,98	10,04	10,11	10,18	10,25	10,32	10,38	10,45
12	10,52	10,59	10,66	10,74	10,80	10,88	10,95	11,02	11.09	11.16
13	11,24	11,31	11,39	11,46	11,54	11,61	11,69	11,76	11,84	11,91
14	11,99	12,07	12,15	12,23	12,31	12,39	12,47	12,55	12,63	12,72
15	12,78	12,87	12,95	13,03	13,12	13,20	13,29	13,38	13,46	13,55
16	13,64	13,72	13,80	13,89	13,98	14.07	14,16	14,25	14,34	14,43
17	14,53	14,62	14,71	14.81	14,90	15,00	15,09	15,18	15,27	15,38
18	15,48	15,57	15,67	15,77	15,87	15,97	16.07	16,17	16,27	16,38
19	16,47	16,58	16,68	16,79	16,89	17,00	17,10	17,21	17.31	17,43
20	17,53	17,64	17,75	17,86	17.97	18,08	18,19	18,30	18,42	18,54
21	T8,65	18,76	18,88	18,99	19,11	19,23	19.35	19,47	19,59	19,71
22	19,83	19,95	20,07	20,20	20,32	20,44	20,56	20,69	20,82	20,94
23	21,07	21,19	21,33	21,46	21,58	21,71	21,83	21,98	22,11	22,24
24	22,38	22,51	22.65	22,78	22,92	23,06	23,20	23,33	23,47	23,62
25	23,76	23,90	24,04	24,19	24,33	24,47	24,62	24,76	24,91	25,06
26	25,21	25,36	25,51	25,66	25,81	25,96	26.12	26,27	26,43	26,59
27	26,74	26,90	27,06	27,21	27,37	27,54	27,70	27,86	28,18	28,18
28	28,34	28,51	28,69	28,85	29,02	29,19	29,36	29,53	29,70	29,87
29	30,04	30,22	30,40	30,57	30,75	30,92	31,10	31,28	31,46	31,64
30	31,83	32,01	32,20	32,38	32,57	32,75	32,94	33,13	33,32	33,51
31	33,70	33.89	34,09	34,28	34.49	34,67	34,87	35,07	35,27	35,47
32	35,67	35,87	36,07	36,28	36,48	36,69	36.89	37,10	37,31	37,52
33	37,73	37.95	38.16	38,38	38,59	38,81	39,02	39,24	39.47	39,68
34	39,91	40.13	40,35	40,58	40,80	41.03	41.26	41,49	41,72	41,95
35	42,18	42,42	42,66	42,89	43,13	43,37	43,61	43,85	44,09	44,33
36	44,58	44,82	45.06	45,31	45,57	45,81	46,06	46,32	46,57	46,83
37	47,08	47,34	47,60	47,85	48,12	48,38	48,64	48,90	49,17	49,44
38	49,71	49,98	50,25	50,52	50,80	51,07	51,34	51,62	51,09	52,18
39	52,46	52,61	53,02	53,31	53,60	53,89	54,17	54,46	54,76	55,05

2. Пружність водяної пари, Па

Температура повітря, ^0C	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
0	611	615	620	624	629	633	638	642	647	652
1	656	661	666	671	676	680	686	690	695	700
2	705	710	716	721	726	731	736	742	747	752
3	758	763	768	779	785	790	790	796	802	80?
4	813	819	824	830	836	842	848	854	860	866
5	872	878	884	891	a97	903	909	916	922	928
6	935	941	948	954	961	968	974	981	988	995
7	1002	1008	1015	1022	1029	1036	1044	1051	1058	1065
8	1072	1080	1087	1095	1102	1110	1117	1125	1132	1140
9	1148	1156	1163	1171	1179	1187	1195	1203	1211	1220
10	1228	1236	1244	1253	1261	1270	1278	1287	1295	1304
11	1313	1321	1330	1339	1348	1357	1366	1375	1384	1393
12	1403	1412	1421	1431	1440	1450	1459	1469	1478	1488
13	1498	1508	1518	1528	1538	1548	1558	1568	1578	1588
14	1599	1609	1620	1630	1641	1051	1662	1673	1684	1695
15	1704	1715	1726	1737	1749	1760	1771	1783	1794	1806
16	1817	1829	1840	1852	1664	1 876	1888	1900	1912	1924
17	1937	1949	1961	1974	1986	2000	2011	2024	2036	2050
18	2063	2076	2089	2102	2115	2129	2142	2155	2169	2183
19	2196	2210	2224	2238	2252	2266	2280	2294	2308	2323
20	2337	2352	2366	2381	2396	2410	2425	2440	2455	2471
21	2486	2501	2517	2532	2548	2563	2579	2595	2611	2627
22	2643	2659	2675	2692	2708	2724	2741	2758	2775	2791
23	2808	2825	2843	2860	2877	2894	2912	2930	2947	2965
24	2983	3001	3019	3037	3055	3074	3092	3110	3129	3148
25	3167	3186	3205	3224	3243	3262	3282	3301	3321	3341
26	336161	3381	3401	3421	3441	3461	3482	3502	3523	3544
27	3565	3586	3007	3628	3649	3671	3692	3714	3735	3757
28	3779	3801	3824	3846	3868	3891	3913	3936	3959	3982
29	4005	4028	4052	4075	4099	4122	4146	4170	4194	4218
3O	4243	4267	4292	4316	4341	4366	4391	4416	4441	4467
31	4492	4518	4544	4570	4596	4622	4648	4675	4701	4728
32	4755	4782	4809	4836	4863	4891	4918	4946	4974	5002
33	5030	5059	5087	5116	5144	5173	5202	5231	5261	5290
34	5320	5349	5379	5409	5439	5470	5500	5531	5561	5592
35	5623	5654	5686	5717	5749	5781	5813	5845	5877	5909
36	5942	5975	6007	6040	6074	6107	6140	6174	6208	6242
37	6276	6310	6345	6379	6414	6449	6484	6519	6555	6590
38	6626	6662	6698	6734	6771	6807	6844	6881	6918	6955
39	6993	7031	7068	7106	7145	7183	7221	7260	7299	7338

ЛІТЕРАТУРА:

МЕХАНІКА

Гравітація

Brinkmann K. Keine Geotaxis bei *Euglena // Z. Pflanzenphysiol.,* 59: P.12-16.

Häder D.-P., Liu S.-M. Motility and Gravitactic orientation of the Flagellate, *Euglena gracilis,* Impaired by Artificial and Solar UV-B Radiation// *Curr. Microbiol.,* 1990.-V.21.-P.161-168.

Lebert M., Häder D.-P. How *Euglena* tells up from down// *Nature,* 1996.-V.379.-P.590.

Weevers T. *Fifty Years of Plant Physiology*. Waltham, Mass: Chronica Botanica, 1949.

Посудін Ю.І. Вимірювання гравітаксиса водоростей як засіб біомоніторингу водних середовищ // Наук.вісник НАУ, 1998.- №3.- С.15-21.

Опорно-руховий апарат

Мак-Комас А.Дж. 2001. *Скелетные мышцы (строение и функции)*. Киев: Олимпийская литература.-404 с.

Mc-Comas A.J. 1996. *Skeletal Muscle. Form and Function*. Champaign, IL : Human Kinetics.

Біофізика. Підручник / П. Г. Костюк, В. Л. Зима, І. С. Магура та ін. – К.: Обереги, 2001.–544 с.

Sybesma C. *Biophysics, an introduction*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 1989. –478 p.

Посудін Ю.І. *Фізика з основами біофізики.* Київ, Світ, 2003.- 400 с.

Шмидт-Ниельсен К. 1987. *Размеры животных: почему они так важны?* Москва: Мир. Пер. с англ. В. Ф. Куликова и И. И. Полетаевой. Под ред. Н. В. Кокшайского.-287 с.

Опорно-руховий апарат тварин

Гиммельрейх Г.А. 1979. *Локомоторный апарат домашних животных как целое в динамике и статике*. Киев: 75 с.

Костюк В.В. 1982. *Влияние ограниченной подвижности на развитие скелета грудной конечности крупного рогатого скота*. Автореф. дис. … канд. веет. наук. Киев.-23 с.

Масюк Н.П. 1973. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. и перспективы его практического использования. — К.: Наук. думка.

Jahn T.L. and Bovee B.C. 1968. Locomotive and motile response in *Euglena.* In: The Biology of *Euglena,* D.E. Buuetov, ed. N.Y., London. Acad.Press. 1: 45-107.

Ringo D.I. 1967.the arrangement of subunits in flagellar fibers. *J. Ultrastruct.Res.*17:266-277.

Квитко К.В., Матвеев В.В., Чунаев А.С. 1978. Двигательная и поведенческая формы активности хламидомонады и их изменения, вызванные мутациями. *Движение и поведение одноклеточных животных*. 2: 130-158.

Colombetti G., Marangoni R.1991. Mechanisms and strategies of photomovement in Flagellates. In*: Biophysics of Photoreceptors and Photomovement in Microorganisms*. F.Lenci et al., eds. N.Y., Plenum Press. P.53-72.

Dunaliella: Physiology, Biochemistry and Biotechnology 1992. /M.Avron, A.Ben-Amotz (eds.). CRC Press, Boca raton, Abb Arbor, Lobdon, Tokyo.

Shoevaert, D., Krishnaswamy, S., Couturier, M., and Marano, F. 1988. Ciliary beat and cell motility of *Dunaliella*: computer analysis of high speed micro-cinematography. *Biol.Cell.* 62: 229.

Rüffer U., Nultsch W. 1985. High-speed cinematographic analysis of the movement of *Chlamydomonas. Cell Motility.* **5:** 251-263.

Ascoli C., Frediani C.1980. Quasi-elastic light scattering in the measurement of the motion of flagellated algae . In: *Light scattering in liquids and macromolecular solutions* / V. Degiorgij, Corti M., Giglio M. (eds.). – Plenum Press Corporation. P.183-198.

Ascoli C., Barbi M., Frediani C., Mure A. 1978. Measurement of *Euglena* motion parameters by laser light scattering . *Biophys. J.* **24:** 585-599.

Ascoli C., Petracchi D. 1991. Light scattering techniques in studying photoresponses. In: *Biophysics of Photoreceptors and Photomovement in Microorganisms* / F. Lenci, F. Ghetti, G. Colombetti, D.-P. Häder, Song P.-S. (eds.). - Plenum Press, New York. P. 111-123.

Angelicini F., Ascoli C., Frediani C., Petracchi D. 1986. Transient photoresponses of a phototactic microorganism, *Haematococcus pluvialis*, revealed by light scattering. *Biophys. J.* 50: 929.

Posudin Yu.I., Massjuk N.P., Lilitskaya G.G.2010. *Photomovement of Dunaliella* Teod.. Vieweg + Teubner Research. 224 p.

Механобіологія

Lindauer M. and Nedel J.O. 1959. Die Schwereorientierung der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 42.334-364.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. *Современная ботаника.* В 2-х т. Пер. с англ. - М.: Мир, 1990.; Т.1 - 348с., Т.2 - 344с.

Біоакустика

Wenner, A.M. 1964. Sound communication in honey bees. Sci. Amer. 210:116-124.

Еськов Е.К. 1981. Поведение медоносных пчел.–Москва: Колос.– с.184

Еськов Е. К. 1979. Акустическая сигнализация общественных насекомых. М.: Наука.–209 с.

Еськов Е. К. 1975. Фонорецепторы медоносной пчелы. Биофизика. Т. 20. С. 646–651.

Kirchner W. 1993. Acoustical communication in honeybees. *Apidologie*, Springer Verlag.24 (3):297–307.

Тобоев, В.А. 2010. Подход к разработке акустической диагностики физиологического состояния пчел. Сб. материалов Международной научно-практической конференции «Современное пчеловодство. Проблемы, опыт, новые технологии» (Ярославль, 12-13 августа 2010 г.). Ярославль, С. 149-152.

Терморегуляція

Kleiber M. 1932. Body size and animal metabolism. *Hilgardia.* 6: 315-333.

Montheith J.L., Unsworth M. (1990) *Principles of Environmental Physics.* 2nd ed. Edward Arnold: London.–291 p.

Термобіологія

Подорванов В.В. Термогенез у рослин. 2014. *Укр. ботан. журн.* 71, № 1.-С.96-103.

Willmer P., Stone G., Johnston I. (2000) *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Science Ltd. –644 p.

Irving L. and J. Krog. 1955. Temperature of skin in the Arctic as a regulator of heat. *J Appl Physiol.* 7:355–364.

Електробіологія

Лаздин А.В., Протасов В.Р. Электричество в жизни рыб. М Наука 1977г. 88 с.

Greggers U, Koch G, Schmidt V, Dürr A, Floriou-Servou A, Piepenbrock D, Göpfert MC, Menzel R. 2013 Reception and learning of electric fields in bees. Proc R Soc B 20130528

Proc. R. Soc. B 2013 **280**, 20130528, published 27 March 2013

Colin M.E.,Richard D., Fourcassie V., L.P. Belzunces L.P. 1992. Attraction of *Varroa jacobsoni*, parasite of *Apis mellifera* by electrical charges. *Journal of Insect Physiology*. 38(2): 111–117.

Erickson, E.H. & Buchmann, S.L. (1983) Electrostatics and pollination. *Handbook of Experimental Pollination Biology* (eds C.E. Jones & R.J. Little), pp. 173–184. Van Nostrand Reinhold, New York.

Clarke D, Whitney H, Sutton G, Robert D. 2013. Detection and learning of floral electric fields by bumblebees. Science. 340(6128):66-69. doi: 10.1126/science.1230883. Epub 2013 Feb 21.

Fisher C. and Slater M. (2010) Effects of electromagnetic fields on marine species: A literature review. https://tethys.pnnl.gov/sites/default/files/publications/Effects_of_Electromagnetic_Fields_on_Marine_Species.pdf

Сочельников В. В. 1979. Основы теории естественного электромагнитного поля в море. Л., Гидрометеоиздат. 216 с.

Електрорецепція

Augee, M., Gooden, B., Musser, A. (2006). Echidna : extraordinary egg-laying mammal (PDF) (2nd ed.). CSIRO. p. 3. ISBN 978-0-643-09204-4.

Czech-Damal, N. U.; Liebschner, A.; Miersch, L.; Klauer, G.; Hanke, F. D.; Marshall, C.; Dehnhardt, G.; Hanke, W. (2012). "Electroreception in the Guiana dolphin (*Sotalia guianensis*)" (pdf). Proceedings of the Royal Society B 279 (1729): 663–668. doi:10.1098/rspb.2011.1127. PMC 3248726. PMID 21795271.

Carl D. Hopkins Electroreception http://www.britannica.com/science/electroreception

Albert, J. S.; Crampton, W. G. (2006). "Electroreception and Electrogenesis". In Lutz, P. L. The Physiology of Fishes. Boca Raton, FL: CRC Press. pp. 429–470. ISBN 9780849320224.

Babineau, D.; Longtin, A.; Lewis, J. E. (2006). "Modeling the Electric Field of Weakly Electric Fish". Journal of Experimental Biology 209 (Pt 18): 3636–3651. doi:10.1242/jeb.02403. PMID 16943504.

Lissman H.W. (1963). Electric location by Fishes. In: *From Cell to Organism.*Freeman. San Francisco.

Jackson,C.W., Hunt,E., Sharkh,S.,and Newland,P.L. (2011).Static electric fields modify the locomotory behaviour of cockroaches. J. Exp.Biol. 2014, 2020–2026. doi:10.1242/jeb.053470

Магнітобіологія

Ho Mae-Wan, Popp F.A., Warnke U. 1992. Bioelectrodynamics and biocommunication. *World Scientific*. 272 p.

Schmidt-Nielsen K. 1997. Animal physiology: adaptation and environment. 5th edition. Cambridge University Press. pp. 561-607.

Kentwood D.W. 2007. The ecology & behavior of amphibians. University of Chicago Press. pp. 264—266.

Frisch K. 1953. *The Dancing Bees: An Account of the Life and Senses of the Honey Bee*. Harvest Books. New York. Переклад: Фриш К. 1955. Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык.М.: Изд-во иностр. лит.91 с.

Biological Effects of Magnetic Fileds. Barnothy M.F., ed. 1964. Springer Science+Business Media, LLC.

Klotz J. and Jander R. Magnetic Sense. In: *Encyclopedia of Insects*. 2d Edition. 2009. Resh V.H. and Carde R.T., Eds. Academic Press. P. 592.

Fisher C. and Slater M. (2010) Effects of electromagnetic fields on marine species: A literature review.

https://tethys.pnnl.gov/sites/default/files/publications/Effects_of_Electromagnetic_Fields_on_Marine_Species.pdf

Vidal-Gadea, A.G.; Ward, K.; Beron, C.; Ghorashian, N.; Gokce, S.; Russell, J.; Truong, N.; Parikh, A.; Gadea, G.; Ben-Yakar, A.; Pierce-Shimomura, J. (2015). "Magnetosensitive neurons mediate geomagnetic orientation in Caenorhabditis elegans.". eLife 4. doi:10.7554/eLife.07493. PMID 26083711

Gegear, Robert J.; Amy Casselman; Scott Waddell; Steven M. Reppert (August 2008). "Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in Drosophila". Nature 454 (7207): 1014–8. Bibcode:2008Natur.454.1014G. doi:10.1038/nature07183. PMC 2559964. PMID 18641630.

Магніторецепція

Ritz T, Adem S et al. 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*. 78(2):707-718.

Becker S.F. 2009. *On the photophysics of migratory bird cryptochrome*. Bachelorarbeit zur Erlangung des Bachelorgrades

Bachelor of Science (B.Sc.) vorgelegt beim Fachbereich f□ur Physik und Elektrotechnik der Universit□at Bremen. Bremen.

Liedvogel M, Maeda K et al. 2007. Chemical magnetoreception: Bird cryptochrome 1a is excited by blue light and forms long-lived radical-pairs. PLoS ONE. 2(10):e1106.

Кишкинёв Д.А., Чернецов Н.С. 2014. Магниторецепторные системы у птиц:обзор современных исследований. Журнал общей биологии.75 (2): 104–123

Schulten K., 1982. Magnetic field effects in chemistry and biology. *Festkörperprobleme* / Ed. Treusch J. Braunschweig: Vieweg. V. 22. P. 61–83.

Möller A., Sagasser S., Wiltschko W., Schierwater B., 2004.

Retinal cryptochrome in a migratory passerine bird: a possible transducer for the avian magnetic compass. Naturwissenschaften. 91 (12): 585–588.

Wiltschko R. and Wiltschko W. 2013. *J Comp Physiol.* A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol. 199(2): 89–98.

Gegear, R. J., Casselman A., Waddell S. Reppert S.M. 2008. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in Drosophila. *Nature*.454(7207): 1014–18

Walker, M.M., Diebel, C.E. & Kirschvink, J.L., “Chapter 8: Magnetoreception”. In: Toshiaki Hara and Barbara Zielinski (eds.), Sensory Systems Neuroscience: Fish Physiology, v. 25, Elsevier Inc, pp. 335-374.

Bodznick, D., Montgomery, J., and Tricas, T. C. (2003). Electroreception: Extracting behaviorally important signals from noise. In ‘‘Sensory Processing in Aquatic Environments’’
Collin, S. P., and Marshall, N. J., Eds., pp. 389–403. Springer.Verlag, NY.

Kalmijn, A. J. (1978). Experimental evidence of geomagnetic orientation in elasmobranch fishes. In ‘‘Animal Migration, Navigation and Homing’’ (Schmidt!Koenig, K., and Keeton, W. T.,
Eds.), pp. 347–353. Springer-Verlag, Berlin, New York.

Kalmijn, A. J. (1982). Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. Science 218, 916–918.

Kirschvink, J. L., and Gould, J. L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. Biosystems 13, 181–201.

Hsu C-Y, Ko F-Y, Li C-W, Fann K, Lue J-T (2007) Magnetoreception System in Honeybees (Apis mellifera). PLoS ONE 2(4):

Gould JL, Kirschvink JL, Deffeyes KS (1978) Bees have magnetic remanence. Science 201: 1026–1028.

Frier H, Edwards E, Smith C, Neale S, Collett T (1996) Magnetic compass cues and visual pattern learning in honeybees. J Exp Biol 199:

Hsu CY, Li CW (1994) Magnetoreception in honeybees (Apis mellifera). Science 265: 95–97.

Kirschvink JL, Kobayashi-Kirschvink A (1991) Is geomagnetic sensitivity real? replication of the Walker-Bitterman magnetic conditioning experiment in honey bees. Amer Zool 31: 169–185.

Kirschvink JL, Padmanabha S, Boyce CK, Oglesby J (1997) Measurement of the threshold sensitivity of honeybees to weak, extremely low-frequency magnetic fields. J Exp Biol 200: 1363–1368.

Walker MM, Baird DL, Bitterman ME (1989) Failure of stationary but not for flying honeybees (Apis mellifera) to respond to magnetic field stimulae. J Comp Physiol 103: 62–69.

Collett TS, Baron J (1994) Biological compasses and the coordinate frame of landmark memories in honeybees. Nature 368: 137–140.

Walker MM, Bitterman ME (1989) Attached magnets impair magnetic field discrimination by honeybees. J Exp Biol 141: 447–451.

Walker MM, Bitterman ME (1989) Honeybees can be trained to respond to very small changes in geomagnetic field intensity. J Exp Biol 145: 489–494.

Kuterbach DA, Walcott BR, Reeder J, Frankel RB (1982) Iron-containing cells in the honey bee (Apis mellifera). Science 218: 695–697.

Galland P., Pazur A. 2005. Magnetoreception in plants. *J Plant Res.* 118(6):371-89.

Ahmad M, Cashmore AR. 1993. HY4 gene of A. thaliana encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature* 366, 162–166

Giovani B, Byrdin M, Ahmad M, Brettel K. 2003. Light-induced electron transfer in a cryptochrome blue-light photoreceptor. *Nat Struct Biol* 10: 489–490.

Maffei M.E. 2014. Magnetic field effects on plant growth, development, and evolution. *Front Plant Sci.* 5: 445-462.

Pazur A., Rassadina V., Dandler J., Zoller J. 2006. Growth of etiolated barley plants in weak static and 50 Hz electromagnetic fields

tuned to calcium ion cyclotron resonance. *Biomagn Res Technol*. 2006; 4: 1-12.

Liboff AR. 1997. Electric-field ion cyclotron resonance. *Bioelectromagnetics*. 18:85–7.

Фотобіологія

Foster K. W. 1933. Color changes in Fundulus with special reference to the color changes of the iridosomes. Proc. Natl Acad. Sci. USA 19, 535–540 (doi:10.1073/pnas.19.5.535)10.1073/pnas.19.5.535 [PMC free article] [PubMed] [Cross Ref]

Rohrlich S. T. 1974. Fine structural demonstration of ordered arrays of cytoplasmic filaments in vertebrate iridophores. A comparative survey. J. Cell Biol. 62, 295–304 (doi:10.1083/jcb.62.2.295)10.1083/jcb.62.2.295 [PMC free article] [PubMed] [Cross Ref]

Kasukawa H., Oshima N., Fujii R. 1987. Mechanism of light reflection in blue damselfish motile iridophore. Zool. Sci. 4, 243–257

Goda M., Fujii R. 1998. The blue coloration of the common surgeonfish, Paracanthurus hepatus—II. Color revelation and color changes. Zool. Sci. 15, 323–333 (doi:10.2108/zsj.15.323)10.2108/zsj.15.323 [PubMed] [Cross Ref]

Mäthger L. M., Land M. F., Siebeck U. E., Marshall N. J. 2003. Rapid colour changes in multilayer reflecting stripes in the paradise whiptail, Pentapodus paradiseus. J. Exp. Biol. 206, 3607–3613 (doi:10.1242/jeb.00599)10.1242/jeb.00599

Yoshioka S., Matsuhana B., Tanaka S., Inouye Y., Oshima N., and Kinoshita S. 2011. Mechanism of variable structural colour in the neon tetra: quantitative evaluation of the Venetian blind model. J R Soc Interface. 8(54): 56–66.

Kinoshita S. and Yoshioka S. 2005. Structural colors in nature: the role of regularity and irregularity in the structure. *ChemPhysChem*. 6 (8): 1443–1459.

Froese, Rainer and Pauly, Daniel, eds. (2008). "Paracheirodon innesi" in FishBase. July 2008 version. https://en.wikipedia.org/wiki/Neon_tetra

Lythgoe, J. N. and Shand, J. 1982. Changes in spectral reflexions from the iridophores of the neon tetra. *J. Physiol., Lond*. 325: 23–34.

Nagaishi H., Oshima N. 1992. Ultrastructure of the motile iridophores of the neon tetra. Zool. Sci. 9, 65–75

Wojcikowska-Soroczynska, M., Radosz A., Jiedorczuk E. 1987. Quantitative appearance of pigments in hairs of sheep and of selected animal species. Anim. Sc. Warsaw.21:17-21.

Osorio D. and Ham A.D. 2002. The Journal of Experimental Biology 205, 2017–2027.

Land, M. F. 1972. The physics and biology of animal reflectors. *Prog.Biophys. Mol. Biol.* 24: 75–106.

Finger, E. 1995. Visible and UV coloration in birds: Mie scattering as the basis of color production in many bird feathers. *Naturwissenschaften* 82:570–573.

Kinoshita S., Ghiradella H., Björn L.O. Structural Color. In: *Photobiology.* 3d edition. L.O.Björn, ed. 2015. Springer. N.Y., Heidelberg, Dordrecht, Londom. P.151-168.

Da Silva R. G., La Scala Jr. N., Tonhati H. 2003. Radiative properties of the skin and haircoat of cattle and other animals. *Transactions of the ASAE.* Vol. 46(3): 913–918.

Kinoshita S. and Yoshioka S. 2005. Structural colors in nature: the role of regularity and irregularity in the structure. *ChemPhysChem.* 6: 8). 1443–1459.

Anitei S.2008. The adaptation to the light of the sea http://news.softpedia.com/news/Algae-and-Light-84543.shtml

Масюк Н.П., Посудин Ю.И., Лилицкая Г.Г. 2007. Фотодвижение клеток *Dunaliella* Teod. (*Dunaliellales, Chlorophyceae, Viridiplantae*). К.: Академпериодика.265 с.

Posudin Yu. I., Massjuk N.P., Lilitskaya G.G. 2010. *Photomovement of Dunaliella* Teod.. Vieweg+Teubner Research. 224 p.

Посудин Ю.И. *Лазерная фотобиология*, Киев: Вища школа, 1989.-246 с.

Ambio. A Journal of the Human Environment. Special Issue. 1995. Vol. XXIV, N 3, May.

Фоторецепція

Foster, K.W. and Smyth R.D. 1980. Light antennas in phototactic algae. *Microbiol. Rev*. 44: 572−630.

Kreimer, G. 1994. Cell biology of phototaxis in flagellates algae. *Int. Rev. Cytol.* 148: 229−310.

Colombetti, G., Lenci, F., and Diehn, B. 1982. Responses to photic, chemical and mechanical stimuli. 3: 169−195. In: *The Biology of Euglena*. Buetow (Ed.).Acad. Press, New York.

Melkonian, M. and Robenek, H. 1984. The eyespot apparatus of flagellated green algae: a critical review. *Progress in Phycol. Res.* 3: 195–268.

Walne, P.L. and Arnott, H.J. 1967. The comparative ultrastructure and possible function of the eyespot *Euglena granulata* and *Chlamydomonas eugametos. Planta* 77: 325–353.

Posudin, Y.I. and Massjuk, N.P. 1996. Diffractional mechanism of photoreception of unicellular green flagellates. *Algologia* 6(4): 368–376. (In Russian).

Посудин Ю.И., Масюк Н.П. Диффракционный механизм фоторецепции одноклеточных зеленых жгутиковых водорослей // *Альгология*, 1996.-Т.6.-№4.- С.368-376.

Борн М., Вольф Э. 1973. *Основы оптики.* Изд. 2-е. Перевод с английского. Главная редакция физико-математической литературы изд-ва «Наука», 1973. 713 с.

ЗМІСТ

22. МАГНІТОБІОЛОГІЯ
22.1. Вплив магнітних полів на живі організми
22.2. Вплив електромагнітних полів на живі організми
22.3. Вплив мобільного зв'язку на здоров'я людини
229.4. Методи магнітотерапії
22.5. Магніторецепція
    22.5.1. Магніторецепція у птахів
    22.5.2. Магниторецепція у риб
    22.5.3. Магниторецепція у бджіл
    22.5.4. Магніторецепція у рослин

23. ОПТИКА
23.1. Природа світла
23.2. Геометрична оптика
23.3. Повне внутрішнє відбивання
23.4. Хвильова оптика
    23.4.1. Світло як електромагнітна хвиля
    23.4.2. Інтерференція світла
    23.4.3. Дифракція світла
    23.4.4. Дифракційна решітка
    23.4.5. Дисперсія світла
    23.4.6. Поляризація світла
    23.4.7. Оптична активність речовини
    23.4.8. Розсіювання світла
23.5. Квантова оптика
    23.5.1. Квантова природа світла
    23.5.2. Фотоелектричний ефект
23.5.3. Лазер та принцип його дії
    23.5.4. Характеристики лазерного випромінювання
    23.5.5. Фокусування лазерного випромінювання
    23.5.6. Застосування лазерів у медицині
    23.5.7. Лазерна діагностика
    23.5.8. Лазерна терапія
    23.5.8. Лазерна хірургія